

BIJDRAGE TOT DE KENNIS VAN HET ELECTROMYOGRAM

J. J. SIEMELINK

LANE

MEDICAL



LIBRARY

Gift
Groningen University

BIJDRAGE TOT DE KENNIS VAN HET
ELECTROMYOGRAM



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA40154010_0021

BIJDRAGE TOT DE KENNIS VAN HET ELECTROMYOGRAM

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN
DOCTOR IN DE GENEESKUNDE AAN DE RIJKS-
UNIVERSITEIT TE GRONINGEN, OP GEZAG VAN
DEN RECTOR-MAGNIFICUS DR. F. ZERNIKE,
HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER WIS- EN
NATUURKUNDE, TEGEN DE BEDENKINGEN
VAN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE TE
VERDEDIGEN OP WOENSDAG, 29 MAART 1939,
DES NAMIDDAGS TE 4.30 PRECIES

DOOR

JOHANNES JAN SIEMELINK

ARTS

GEBOREN TE ARNHEM

VAN GORCUM & COMP. N.V.
ASSEN

AAN MIJN MOEDER,
AAN MIJN VROUW,
AAN MIJN ZON.

VOORWOORD.

Het verschijnen van dit proefschrift biedt mij de welkome gelegenheid U, Hooggeleerden, Oud-Hooggeleerden, Lectoren en Docenten van de Faculteiten der Geneeskunde en der Wis- en Natuurkunde te Groningen, mijn dank te betuigen voor het van U genoten onderwijs.

Reeds in mijn eerste studiejaren hebt Gij, Hooggeleerde BUYTENDIJK, hooggeachte Promotor, mijn interesse gewekt voor de physische hulpmiddelen, waarmee in de physiologie het experimenteele onderzoek kan worden verricht. Dat ik de in dit proefschrift genoemde onderzoekingen heb kunnen volbrengen dank ik echter vóór alles aan Uwe belangstelling en hulp welke Gij, ondanks uw drukke werkkring, mij bij de bewerking van dit proefschrift hebt willen verleen.

Hooggeleerde BRINKMAN, ook U ben ik zeer erkentelijk voor het aandeel in mijn wetenschappelijke vorming, waartoe Uwe rijke kennis van de literatuur zeer veel heeft bijgedragen.

Hooggeleerde VAN LOOKEREN-CAMPAGNE, ik ben U zeer dankbaar voor de vriendelijke medewerking, welke ik van U mocht ondervinden.

Zeër geleerde DIRKEN, zoowel Uw scherpe critiek als Uw technische vaardigheid waren mij onmisbaar in de voorlichting, welke Gij mij bij voortduring hebt willen verleen. De tijd, welke ik in samenwerking met U mocht doorbrengen, zal steeds als een buitengewoon prettige in mijne herinnering blijven voortleven.

Mijne MEDE-ASSISTENTEN en collega DIJKSTRA, zeg ik eveneens dank voor de kameraadschappelijke geest van samenwerking.

Zeër geleerde HUIZING, ik ben U zeer erkentelijk voor de welwillendheid, waarmee Gij de beschrijving van het electro-technische gedeelte van de methode van onderzoek aan een kritiek hebt willen onderwerpen.

Zeër geachte Mevr. KEIZER-SIEMELINK, uwe hulp bij het persklaar maken van het manuscript, beteekende voor mij een belangrijke tijdbesparing.

Het TECHNISCHE PERSONEEL van het Physiologisch Laboratorium met name den Heer Jt. NIEMEYER, en verder allen, die mij in eenig opzicht behulpzaam zijn geweest, dank ik tenslotte voor de hulpvaardigheid mij betoond.

INHOUD.

	Blz.
INLEIDING	10
HOOFDSTUK I.	
Literatuuroverzicht	13
HOOFDSTUK II.	
Beschrijving van techniek en methode	25
HOOFDSTUK III.	
Over de directe beteekenis van de sympathische impulsen bij het tot stand komen van een E.M.G.	47
HOOFDSTUK IV.	
Is het gerechtvaardigd een synchronisatie-tendenz aan te nemen ter verklaring van het „PIPER-rythme”?	55
HOOFDSTUK V.	
Het ontladingscomplex van één motor-unit	86
HOOFDSTUK VI.	
Over de invloed van afkoeling op de vorm van het E.M.G.	107
HOOFDSTUK VII.	
Eigen opvatting omtrent het „PIPER-rythme”	124
HOOFDSTUK VIII.	
Bespreking van de resultaten	129
SAMENVATTING	135
LITERATUURLIJST	143
STELLINGEN	149

INLEIDING.

Verbindt men twee plaatelectroden, welke zich op de huid boven een dwarsgestreepte spier bevinden, met een electricch registratie-instrument van voldoende gevoeligheid, zoo kan men bij activiteit van deze spier potentiaalschommelingen waarnemen, welke, op een doorlopende film geregistreerd, hierop een curve doen ontstaan, die men met de naam van het E(lectro) M(yo) G(ram) van deze spier bestempelt.

De resultaten van het physiologisch onderzoek van de spieractiestroommen reiken echter nog niet zoover, dat een electromyografisch onderzoek van de spieren voor de clinic doelmatic zal kunnen zijn. Zoolang men nog niet volledig is georiënteerd over alle factoren, welke het normale E.M.G. beheerschen, kan men een actiestroombeeld slechts aarzelend als karakteristiek voor bepaalde spieraandoeningen accepteren. In de meeste gevallen zal men aan een „typeerend beeld” niet meer beteekenis mogen hechten dan men in het algemeen aan een zuiver empirisch gegeven mag doen.

De wensch, een bijdrage te leveren tot de kennis van enkele factoren, welke het normale E.M.G. in hoofdzaak bepalen, ligt aan dit proefschrift ten grondslag.

Reeds in 1786 meende GALVANI te hebben ontdekt dat een spier, electriciteit kan produceeren. De nadere analyse van dit verschijnsel werd pas mogelijk toen men de beschikking kreeg over instrumenten van voldoende gevoeligheid en van geringe traagheid, zooals de capillair-electrometer van LIPPMANN en de snaargalvanometer van EINTHOVEN ⁽³³⁾. Afgezien van de groote verdiensten, welke deze instrumenten voor clinic en laboratorium opleverden, waren de hiermee te verrichten onderzoekingen aan een zekere grens gebonden, daar bij een aperiodische instelling een gevoeligheid veel grooter dan één milli-Volt niet te bereiken was.

Een nog meer verfijnde analyse van het electricch gebeuren in spier en zenuw werd mogelijk, toen de ontwikkeling van de versterkings-techniek der radio-signalen de grens van de meetbare wisselspanningen tot ongeveer tien micro-Volt deed dalen. Gebruikmakend van deze techniek kan men thans de electriche verschijnselen vervolgen welke

optreden bij de activiteit van de afzonderlijke spier- en zenuw-elementen, welke registreerbare potentiaalschommelingen teweegbrengen in de orde van grootte van 10—200 micro-Volt. Behalve een verbetering van de gevoeligheid geeft deze moderne techniek, vooral ook door de geringere traagheid van het registrerende eindinstrument, zooals de diverse electro-magnetische en -dynamische oscillografen, een meer natuurgetrouw beeld van het te onderzoeken electrisch verschijnsel. Bij het gebruik van een kathodestraaloscillograaf in combinatie met een stabiele gelijkstroomversterker kan men zelfs absoluut betrouwbare gegevens verkrijgen van alle frequenties tusschen 0 en 100.000 Hertz. Deze gunstige eigenschap van de moderne methodiek komt zeer duidelijk in een mededeeling van HOLZER⁽⁵¹⁾ tot uiting. Deze onderzoeker registreerde bij een patient met een mitralisaandoening het E.C.G. gelijktijdig met een electromagnetische- en met een kathodestraaloscillograaf; alleen met behulp van het laatste instrument kon een gespleten R-top worden aangetoond. Daar de frequentie-karakteristiek van de electromagnetische oscillograaf beter was dan die van de meest gebruikelijke snaargalvanometers, kan men zich voorstellen dat de snaargalvanometercurven in het algemeen een nog „gladder” beeld getoond zouden hebben.

Daar men nu, bij de interpretatie van het E.M.G., uit het meer of minder glad zijn der curven conclusies trekt over de functioneele factoren welke aan het E.M.G. ten grondslag liggen, is het dus gewenscht proeven over het E.M.G. met de kathodestraaloscillograaf te herhalen en na te gaan in hoeverre vroegere conclusies nog gerechtvaardigd zijn. In het hier mede te deelen onderzoek zal er dus naar worden gestreefd om met behulp van deze moderne methodiek een verdergaande analyse van het normale E.M.G. te geven.

Om een indruk te krijgen in hoeverre eenstemmigheid heerscht over de interpretatie van het E.M.G. zullen eerst de gegevens der literatuur worden nagegaan. Hierna zal in het tweede hoofdstuk de gebruikte apparatuur, o.a. eenige punten betreffende de constructie van de versterker, nader worden beschreven en zal worden aangetoond dat voor het verkrijgen van betrouwbare E.M.Grammen een dergelijke methodiek zeer gewenscht is. In het derde hoofdstuk zal het probleem worden behandeld of bij de interpretatie van het E.M.G., behalve de activiteit van de voorhoornzellen, ook een directe invloed van de sympathische ganglioncellen mag worden aangenomen. Pas wanneer zal zijn aangetoond dat alleen de voorhoornzellen verantwoordelijk zijn voor het optreden van de spieractiestroom, zal

in het vierde hoofdstuk worden nagegaan op welke wijze deze activiteit het E.M.G. beïnvloedt. Voor deze studie zullen de E.M.Grammen van de spier in zijn geheel, de E.M.Grammen van de elementen, waaruit de spier is opgebouwd, afzonderlijk en met elkaar worden vergeleken.

In hoeverre de verhoudingen in de spier zelf voor de vorm van het E.M.G. van betekenis kunnen zijn zal in het vijfde en zesde hoofdstuk worden behandeld. In het zesde hoofdstuk zal van de voorwaarden, welke in hoofdzaak de vorm van een motor-unit ontlading bepalen, aan de lichaamstemperatuur bijzondere aandacht worden geschonken, alsmede aan de wijze waarop de vorm van het E.M.G. van de geheele spier door perifere afkoeling wordt beïnvloed.

Op welke wijze het belangrijkste kenmerk van het E.M.G., het „Piper-rythme”, tot stand komt, zal aan de hand van een modelproef in het zevende hoofdstuk worden beschreven.

In het achtste hoofdstuk zullen de resultaten van de verrichte proeven in het algemeen worden besproken, waarbij voor een meer gedetailleerde discussie, soms naar de afzonderlijke hoofdstukken zal worden verwezen.

Tenslotte volgt een samenvatting van de resultaten en de conclusies, welke hieruit getrokken kunnen worden.

HOOFDSTUK I.

LITERATUUROVERZICHT.

WEDENSKY⁽⁸¹⁾ was in 1883 één van de allereersten, die bij willekeurige spiercontracties van de mensch, het bestaan van electriche verschijnselen aantoonde. Met behulp van een paar naaldelectroden en een telefoon als indicator, kon hij bij contractie van de m.biceps in dit instrument een geruisch waarnemen, waarin bij een sterke contractiegraad een rythme van 36—40 per seconde was vast te stellen. Dit overheerschende rythme werd bevestigd door PIPER⁽⁶²⁾, die het E.M.G. voor het eerst met de snaargalvanometer registreerde. Na een groot aantal proeven kwam PIPER tot de overtuiging dat bij sterkere contracties altijd grootere golven met een frequentie van ongeveer 50 in de seconde in het overigens onregelmatige actiestroombeeld optreden. De frequentie van dit „PIPER-rythme” zou, althans boven een zeker minimum, onafhankelijk zijn van de intensiteit van contractie. Zeer zwakke contracties zouden zich door kleine golfjes van een hogere, niet nader te bepalen frequentie kenmerken.

Naderhand werden deze opvattingen van PIPER bestreden, o.a. concludeerde WACHHOLDER⁽⁷⁸⁾ uit zijn curven dat de frequentie der groote golven juist wel van de contractie-intensiteit zou afhangen en hiermee evenredig van 5—65 per seconde zou toenemen. In het menschelijk E.M.G. onderscheidde deze onderzoeker twee grondrythmen, welke in het totale beeld de groote, vrij regelmatig voorkomende A-golven en de kleinere, wat onregelmatiger voorkomende B-golven zouden teweegbrengen, terwijl heel kleine „Nebenzacken” zich af en toe op de A- en B-golven zouden superponeeren. De B-golf-frequentie zou varieeren van 180—250 per seconde en onafhankelijk zijn van de contractie-intensiteit.

De opvatting om in het „PIPER-rythme” van het E.M.G. een uiting te zien van een intermitterend proces dat van buiten af aan de spier wordt opgedrongen, heeft in de school van GARTEN veel bestrijding gevonden. GARTEN⁽⁴⁵⁾ vond bij indirecte wisselstroom-prikkeling met een frequentie van 2200 per seconde in het E.M.G. een golffrequentie van ongeveer 50 per seconde. Zelfs bij prikkeling

met sterke gelijkstroom kwam het actiestroombeeld der sluitingstetanus overeen met dat bij willekeurige contractie. Hij achtte een continu prikkelingsproces dan ook zeker niet uitgesloten: het door PIPER waargenomen rythme zou een uiting zijn van een rythmisch verloopend proces, dat zich in de spier, onafhankelijk van het innervatieproces, zou afspelen.

Reeds in 1908 heeft Miss BUCHANAN ⁽²⁰⁾ getracht uit te maken, welke onderdeelen van het E.M.G. van centrale, en welke van periphere oorsprong zouden kunnen zijn.

Door strychninekrampen op te wekken bootste zij bij een kikker de willekeurige contractie na en registreerde, met behulp van een capillairelectrometer, in het E.M.G. van de m.gastrocnemius „waves” en „wavelets”, welke eenige overeenkomst zouden vertoonen met de grootere golven respectievelijk „Nebenzacken” van de andere onderzoekers. Door nu de m.gastrocnemius vrij te prepareeren, deze alleen via de n.ischiadicus met de rest van het lichaam in verbinding te laten en vervolgens in een aparte ruimte te brengen kon zij òf de m.gastrocnemius òf de rest van het lichaam aan een temperatuursverandering blootstellen. Een periphere temperatuursverlaging van 10° C. van de op deze wijze geïsoleerde m.gastrocnemius, had meer dan een halveering van de „wavelet”frequentie tengevolge, terwijl na een temperatuursverlaging van het dier zelf de frequentie van de „wavelets” onbeïnvloed bleef, maar die van de „waves” een vermindering onderging.

Uit deze proeven heeft Miss BUCHANAN de conclusie getrokken, dat het E.M.G. ten deele van centrale, ten deele van periphere oorsprong is. In enkele proeven op de mensch, waarbij zij een arm van de proefpersoon afwisselend in baden van 13° en 35° C. bracht, kon BUCHANAN echter geen verschil in het E.M.G. aantoonen. Deze proef, waarbij onvoldoende rekening werd gehouden met de factoren waardoor de temperatuur in de spier constant wordt gehouden, was voor FORBES en RAPPLEY ⁽³⁵⁾ aanleiding om dergelijke proeven, onder zorgvuldige controle van de armt temperatuur, te herhalen. Door de arm veel intensiever (5° C.) en veel langduriger (30 min.) af te koelen, vonden deze onderzoekers in het E.M.G., dat met een snaargalvanometer werd opgenomen, steeds een afname van de frequentie en een toename van de amplitudo der grootere golven, bij verwarming juist het omgekeerde. Hieruit concludeerden zij dat het „PIPER-rythme” geen directe index kon zijn van het centrale innervatierythme: immers hoe zou een periphere temperatuursverandering de impulsuitzending van de, in temperatuur constant blijvende ganglioncellen kunnen beïnvloeden. De mogelijkheid,

dat afferente impulsen, komende van de afgekoelde spier, de motorische centra zouden kunnen beïnvloeden, achtten zij te onwaarschijnlijk. Onnoodig scheen het hun veel gewicht aan een dergelijke speculatieve veronderstelling te hechten, temeer daar zij in staat dachten te zijn het „PIPER-rythme” uit bekende spier- en zenuw-eigenschappen te kunnen verklaren.

De verschijnselen, welke FORBES en RAPPLEY bij afkoeling konden waarnemen, werden zoowel door BASZ⁽¹⁵⁾, als door MARTINI en MÜLLER⁽⁵⁵⁾ bevestigd, door LIEBER⁽⁵³⁾ echter ontkend.

Dat afferente impulsen toch een invloed op het E.M.G. kunnen uitoefenen werd waarschijnlijk gemaakt door de proeven van DUSSE DE BARENNE⁽³⁰⁾. Hij toonde in 1923 aan dat in het E.M.G. van een kikkerspier na desensibilisatie de frequentie van de groote golven met 30% verminderde. Uit proeven, in 1926 met BREVÉE⁽³¹⁾ tezamen verricht, bleek bovendien dat de frequentie afneemt als op de dorsale kant van het blootgelegde ruggemerg novocaïne wordt gebracht.

Vooraf ook door RICHTER⁽⁷⁰⁾ wordt aan de invloed, welke de afferente impulsen op het E.M.G. zouden hebben, een groote betekenis toegekend. Aan de hand van de resultaten van zijn eigen onderzoekingen en van die van anderen, meende hij een theorie te mogen ontwikkelen omtrent het willekeurige innervatieproces, welke zeer goed aansloot bij de hypothese waartoe HOFFMANN was gekomen naar aanleiding van diens proeven over de eigenreflexen van de spieren. Volgens deze hypothese zouden de impulsen, welke tijdens een willekeurige contractie de spier bereiken, voor een gedeelte, en misschien wel voornamelijk, van reflectorischen oorsprong zijn.

In verband hiermede stelde RICHTER zich de vraag in hoeverre een zuiver reflectorisch opgewekt E.M.G. overeenkomt met dat van een willekeurige contractie. De zuiver reflectorisch opgewekte contractie verkeeg hij door gebruik te maken van de grijpreflex van ROBINSON bij zuigelingen. Zeer jonge kinderen namelijk vertoonen bij aanraking van de buigzijde van de hand met een stokje soms een krachtige grijpbeweging, welke zoo sterk kan zijn dat de geheele zuigeling zich aan het stokje laat optrekken. Ter vergelijking met deze reflectorische contractie liet hij volwassenen zich aan een rekstok optrekken of liet hen de flexoren van de onderarm op een in de hand gegeven dynamograaf willekeurig aanspannen. Door gelijktijdige spannings- en actiestroom-registratie ging hij dan na in hoeverre er samenhang bestond tusschen de grootte der ontwikkelde spanning en het optreden van de groote golven in het E.M.G.

In het met een snaargalvanometer opgenomen E.M.G., vond hij,

evenals WACHHOLDER, dat bij toenemende contractie-intensiteit de A-golven steeds ten koste van de B-golven en „Nebenzacken” in regelmaat, amplitudo en frequentie overheerschen. Bij submaximale contracties waren deze A-golven niet zelden een tijdlang geheel vrij van B-golven en „Nebenzacken”, de amplitudo was dan maximaal en de frequentie nam evenredig met de ontwikkelde spanning toe tot ± 65 per seconde. Werd de contractiegraad nog sterker (maximale spanningsontwikkeling) dan werd het geheele beeld weer veel onregelmatiger, de amplitudo der A-golven werd weer kleiner en de onregelmatige „Nebenzacken” traden weer op.

Bij de zuiver reflectorisch opgewekte contractie van de zuigeling bleek het E.M.G. zeer regelmatig te zijn en bleken de golven een frequentie van 60—75 per seconde te hebben. Deze golven waren niet van gladde A-golven, uit de curven bij willekeurige innervatie verkregen, te onderscheiden. Kleine en onregelmatige golven als de „Nebenzacken” en B-golven zouden dan in het geheel niet voorkomen. RICHTER aarzelt dan ook niet de A-golven van het willekeurig E.M.G. met de gladde golven van het reflectorische E.M.G. te identificeeren en ziet hierin een bewijs, dat de willekeurige contractie, althans ten deele, als een reflectorisch gebeuren is te beschouwen.

Wat de analyse van de B-golven van WACHHOLDER betreft, kon RICHTER een vrij constante frequentie van 150—200 per seconde niet bevestigen, evenmin het feit, dat de amplitudo altijd evenredig met de contractie-intensiteit zou toenemen. Wél vond RICHTER dat bij het zuiver reflectorische hangen, zooals bij de reflex van ROBINSON, deze golven geheel ontbreken.

Op grond van literatuuropgaven veronderstelde RICHTER dat deze B-golven in verband zouden staan met impulsen uitgaande van hogere centra. Volgens WACHHOLDER, PREISENDORFER en HOFFMANN zouden namelijk de B-golven ontbreken in het actiestroombeeld opgewekt door passieve rekking. De laatste twee onderzoekers zagen de B-golven weer ontstaan na willekeurige spierspanning. COOPER en ADRIAN (²⁴) vonden de B-golven nog aanwezig bij de flexorreflex van gedecerebreerde katten. Hieruit concludeerden zij dat, indien hogere centra hiervoor aansprakelijk zijn, men in elk geval de hersenschors hiervoor niet verantwoordelijk mag stellen. In het algemeen echter vormen de B-golven een veel minder karakteristiek beeld en onttrekken zij zich bijgevolg meer aan de analyse dan de A-golven.

In een geheel nieuw stadium kwam de analyse van het E.M.G. toen ADRIAN en zijn medewerkers in 1928, met behulp van een zeer

selectief electrodensysteem en een gevoelige registratie-apparatuur, konden aantonen dat het myogram van de geheele spier, afgeleid met de gebruikelijke plaat- of naaldelectroden, is opgebouwd uit rythmische ontladingen van kleinere functioneele eenheden („motor-units”). Onder een motor-unit verstaat men één voorhoorncel met de daarbij behorende neuriet, welke zich naar de peripherie als een enkele ascylander voortzet, om zich in de spier in fijnere eindtakjes, gaande naar een aantal spiervezeltjes, op te lossen. Het begrip van deze functioneele eenheid is dus niet identiek met de histologische eenheid van de spier, maar omvat verschillende spiervezels. Het aantal, dat tot een motor-unit behoort, is bij een bepaalde spier vrij constant en wordt kleiner naarmate de spierfunctie meer is gedifferentieerd. De aldus bij elkaar behorende spiervezels komen op één en dezelfde impuls van hun gemeenschappelijke zenuwvezel alle op hetzelfde moment in actie, wat dus hun functioneele eenheid duidelijk demonstreert en in de algebraïsche som van hun volkomen gelijktijdige elektrische ontladingen als een enkele plotselinge stroomstoot tot uiting komt. Het begrip motor-unit vordert, dat men het elektrische verschijnsel, dat een impuls vergezelt, zoowel van de zenuwvezel als van de daarbij behorende spiervezels kan afleiden.

Met behulp van de door hen aangegeven methodiek der partieele zenuwdoorsnijding, waarbij één ascylander intact wordt gelaten, konden ADRIAN en BRONK ⁽⁵⁾ in 1928 als eersten het electroneurogram van slechts één motor-unit registreren. De impulsen welke bij normale en diepe adembewegingen in één zenuwvezel van de n.phrenicus van een konijn optreden, werden het eerst bestudeerd. Bij dit onderzoek bleek dat bij elke natuurlijke inspiratie in elke zenuwvezel afzonderlijk een reeks van regelmatig opeenvolgende, absoluut aan elkaar gelijke, elektrische ontladingen was waar te nemen. Volgens dit onderzoek bedraagt het aantal impulsen van elke reeks bij een normale ademhaling ongeveer 20 tot 30 per seconde om bij een diepe inspiratie te stijgen tot een frequentie van 50 tot 80 per seconde. Bij de kat werd in latere proeven deze vondst in principe ook voor andere motorische zenuwvezels bevestigd. Ook de elektrische verschijnselen, welke in het contractiele deel van één motor-unit optreden, konden, met het door deze onderzoekers aangegeven concentrische electrodensysteem, nader worden bestudeerd. Op deze wijze kon, evenals bij het neurogram van één zenuwvezel was gevonden, ook het myogram van het contractiele deel van een motor-unit als een regelmatige reeks ontladingen worden vastgesteld. In welke mate de ontladingsfrequentie van een dergelijke reeks van de ontwikkelde spierspanning afhankelijk is, kon

uit het E.M.G. van een enkele motor-unit evenwel niet nauwkeurig worden bepaald. De afleidingsisolatie van de concentrische electrode bleek namelijk voor de sterkere spiercontracties minder goed te zijn. Hierdoor worden van andere, nabijgelegen actieve motor-units bovendien stroomlussen geregistreerd welke bij een maximale contractie dusdanig gaan overheerschen dat hierdoor het regelmatige rythme van de ontladingen van één motor-unit wordt gemaskeerd.

De resultaten, welke ADRIAN en zijn medewerkers bij hun experimenten op dieren konden vaststellen, rechtvaardigen de veronderstelling, dat in het algemeen de door een bepaalde spier tetanisch te ontwikkelen spanning, in de eerste plaats wordt geregeld door de frequentie der innerveerende impulsen van de afzonderlijke motor-units, welke frequentie met de te ontwikkelen spanning vrijwel evenredig varieert van $\pm 5-60$ per seconde.

Bij een bepaalde spanningsontwikkeling van de spier zou de ontladingsfrequentie van een motor-unit binnen een variatiebreedte van $\pm 50\%$ constant blijven; de gemiddelde ontladingsfrequentie der verschillende spiervezels loopt evenwel nogal uiteen, zoodat zoowel hogere als lagere frequenties tegelijk aanwezig kunnen zijn.

ADRIAN en BRONK vonden bij hun eerste onderzoek dat de kracht van contractie van het diaphragma alleen geregeld wordt door wisseling in frequentie der motor-unitontladingen. De latere onderzoekingen, bij andere spieren verricht ⁽⁶⁾, toonden echter aan dat in dit opzicht het diaphragma zich uitzonderlijk schijnt te gedragen in zooverre, dat van deze spier, zoowel bij zwakke als bij sterkere contracties, altijd alle units actief zijn. Bij proeven op de kat verricht bleek namelijk dat de contractiegraad der andere spieren niet alleen door een wisseling in ontladingsfrequentie der afzonderlijke units, maar ook door een toe- of afname van het aantal units, dat actief aan de contractie deelneemt, geregeld kan worden. Dit „principe van ADRIAN” gaat zelfs zoover, dat LINDSLEY ⁽⁵⁴⁾ spreekt van een fijnregulatie door variatie van de ontladingsfrequentie en een grofregulatie door wisseling in het aantal actieve units.

De vraag, hoe het onderlinge gedrag der units bij een willekeurige constante spanningsontwikkeling is, wordt door de verschillende onderzoekers ongelijk beoordeeld. FORBES ⁽³⁶⁾ kwam tot de conclusie, dat voor het onderhouden van een langdurige contractie, de functie van een motor-unit na een periode van activiteit door een andere unit zou worden overgenomen. SMITH ⁽⁷⁴⁾ en LINDSLEY ⁽⁵⁴⁾, echter konden, bij hun onderzoekingen, met behulp van de concentrische

electrode verricht, deze hypothese van een „rotation of activity” niet bevestigen.

ADRIAN vestigt er de aandacht op dat, in tegenstelling met de niet absoluut constante duur van het interval, gelegen tusschen twee opeenvolgende ontladingen van een bepaalde motor-unit, de amplitudo van elke ontlading wel steeds constant blijft. Daarentegen kan de amplitudo van de ontladingen van verschillende motor-units, b.v. bij afleiding van verschillende vezels van eenzelfde zenuwstam zeer sterk verschillen.

De gemiddelde waarde van de enkele geregistreerde ontlading van het nerveuze gedeelte van een motor-unit bedraagt ongeveer 50 μ Volt, terwijl voor de ontlading van het contractiele deel gemiddeld 200 μ Volt wordt gevonden. Deze waarden zijn natuurlijk kleiner dan de werkelijke waarden, daar men, in verband met de weefselkortsluiting van de bio-E.M. Krachten, slechts stroomlissen kan registreren.

Nadat van één unit direct was aangetoond dat de elektrische activiteit van het nerveuze deel door een regelmatige reeks impulsen wordt gekenmerkt, kwam de op blz. 13 genoemde hypothese van GARTEN, dat de impuls langs de zenuw niet intermitterend doch continu zou zijn, te vervallen. Bovendien kon worden aangenomen dat de intermitterende spieractiestroom van één unit de frequentie weergeven waarmee de voorhoorncel haar impulsen uitzendt.

Eveneens kon zoo met speculaties over de impulsfrequentie in een zenuwvezel, welke veel groter zou zijn dan de ontladingsfrequentie van de spiervezel, worden afgerekend. FORBES en RAPPLEY⁽³⁵⁾ meenden namelijk langs indirecte weg uit de, tijdens de refractaire periode veranderde eigenschappen van de zenuw, een impulsfrequentie van 300—5000 per seconde te mogen afleiden.

Hoewel men in het algemeen met ADRIAN de centrale beteekenis van het motor-unitbegrip voor het E.M.G. onderschrijft, zijn in de laatste tijd toch een aantal publicaties verschenen, waarin wordt aangegeven dat het E.M.G. niet uitsluitend van impulsen stamt, welke via de spinale motorische zenuwen de spier bereiken. Volgens ASHER⁽¹²⁾ en zijn medewerkers zouden ook langs de sympathische inneratie van de spier impulsen verlopen, welke eveneens soortgelijke elektrische verschijnselen in de spier teweeg zouden kunnen brengen. Vanzelfsprekend zou dit feit, waarvan naar mijn weten geen latere bevestiging of ontkenning is gepubliceerd, voor de analyse van het E.M.G. van zeer veel belang kunnen zijn.

Als één der eerste onderzoeken, waarnaar de Berner school in dit verband verwijst, moeten de proeven van VOSER worden genoemd.

VOSER ⁽⁷⁶⁾ vergeleek bij een kikker, waarbij aan één kant de rami communicantes naar de wortels van Th. VIII — Th. X waren doorsneden, het arbeidsvermogen van de bijbehorende m.gastrocnemius met die van de andere, nog volledig intacte zijde. Hij vond aan de sympathicusvrije kant dit vermogen sterk verminderd. Volgens VOSER zou hierdoor het vermoeden gewettigd zijn, dat behalve bij vermoeienis ook onder normale voorwaarden, impulsen langs de weg van de sympathicus de actieve spier bereiken, welke de spier vermoeidheid geruime tijd zouden kunnen verhinderen.

HALLER ⁽⁴⁶⁾ registreerde met behulp van een versterker en spiegel-oscillograaf bij het praeparaat van VOSER de actiestroomen van de geheele spier, en vond dat deze in het algemeen aan de sympathicusvrije kant een geringere amplitudo en vaak ook een geringere frequentie hadden dan die aan de andere normale zijde.

EGGLI ⁽³²⁾ onderzocht dit probleem met dezelfde hulpmiddelen bij warmbloedige dieren door bij een konijn, waarbij aan één kant sympathectomie was verricht, de E.M.Grammen af te leiden van de beide masseteren, gedurende het kauwen van voedsel. HALLER's resultaten kon hij echter niet bevestigen, wel vond hij dat bij de analyse van het E.M.G., gezien de kans op kunstproducten, zeer veel voorzorgen in acht moeten worden genomen. Afhankelijk van de filmsnelheid zou men b.v. voor de actiestroomfrequentie zowel 100 als 400 toppen per seconde kunnen uittellen. Ook wijst EGGLI erop dat geringe verschuivingen van de afleidingselectroden tijdens een beweging groote veranderingen in het E.M.G. tengevolge kunnen hebben. Deze technische overwegingen sluiten de mogelijkheid om de waarnemingen van HALLER ten deele tot een kunstproduct terug te voeren, zeker niet uit.

Om hierin meer licht te kunnen brengen doorsneed NOTTER ⁽⁶¹⁾ bij een kikker aan één kant, direct bij hun uittreden uit de foramina intervertebralia, de gemengde zenuwtakken, welke de n.ischiadicus opbouwen, hierbij zorg dragende dat de sympathische grensstreng via de rami communicantes met de periphere n.ischiadicusstomp intact bleef. Prikkelde hij nu de andere poot door hierop een 2% zwavelzuur oplossing te brengen zoo reageerde de kikker hierop met heftige mee- en afwisselbewegingen van romp en extremiteiten. De cerebrosпинаal gedenerveerde poot bleef echter volkomen rustig liggen; desondanks waren hierin toch heel goed actiestroomen aantoonbaar, welke uitbleven als naderhand de n.ischiadicus peripheer werd doorsneden. Door deze laatste ingreep werd de mogelijkheid van een registratie van

stroomlissen van actiepotentialen, welke eventueel elders in het lichaam zouden zijn ontstaan, uitgesloten geacht.

Dat impulsen via het sympathische zenuwstelsel een spier kunnen bereiken wordt zeer waarschijnlijk door het onderzoek van ASHER en SCHEINFINKEL⁽¹³⁾, die de zenuwactiestroom van een, een extremitet innerveerende sympathische zenuw, welke na prikkeling van het labyrinth hierin optreden, direct konden aantonen.

In verband met deze nieuwe onderzoekingen van de Berner school verdienen ook de oudere proeven van FUJITA⁽³⁹⁾, met de snaargalvanometer verricht, weer hernieuwde belangstelling. Deze onderzoeker accepteert, behalve een cerebrospinale innervatie van het sternale deel van het diaphragma, ook een sympathische innervatie hiervan, waarvoor de impulsen volgens KEN KURÉ van de hals-sympathicus en het ganglion stellatum afkomstig zouden zijn. FUJITA vond dat, als bij behoud van het sympathische systeem de wortels van de n.phrenicus doorsneden waren, in het diaphragma geen spieractiestroom meer aangetoond konden worden. Wel krijgt men uit zijn mededeeling de indruk, dat het sympathische systeem op indirecte wijze invloed op de vorm van het E.M.G. kan uitoefenen.

Daar ik in de literatuur verder geen gegevens over de beteekenis van extraspinale impulsen voor het E.M.G. heb kunnen vinden, dient thans eenige aandacht te worden geschonken aan de voorstelling, welke de diverse onderzoekers zich omtrent de ontstaanswijze van de groote golven uit het E.M.G. hebben gevormd.

PIPER⁽⁶⁵⁾ constateerde bij indirecte prikkeling van de m.flexor carpi radialis, dat deze spier op een enkele inductieslag met een zeer gladde biphasische actiestroom reageert. Uit dit verschijnsel concludeerde deze onderzoeker dat deze impuls alle spiervezels gelijktijdig en op dezelfde plaats in de spier bereikt, welke plaats hij met de naam van nerveuze equator aanduidde. De groote golven, welke bij het normale E.M.G. bij een sterke, willekeurige contractie zijn waar te nemen, zouden volgens PIPER in vorm volkomen overeenstemmen met de biphasische potentiaalschommelingen, welke op indirecte prikkeling ontstaan. Zoo zouden ook bij een sterke willekeurige innervatie de impulsen, in een salvo gesynchroniseerd, de spiervezels op de nerveuze equator bereiken. Daar de groote golven van het E.M.G. vaak volkomen glad om de nulstand schommelen, kon volgens PIPER bij deze contractiegraad een asynchroon „peletonvuur” van impulsen niet meer bestaan.

De frequentie van de golven van het E.M.G. zou volgens deze

bewijsvoering volkomen overeenstemmen met de impulsfrequentie en zoo meende PIPER bij willekeurige innervatie deze laatste als ongeveer 50 per seconde uit de gemiddelde golffrequentie te mogen afleiden.

Soortgelijke proeven werden door HENRIQUES en LINDHARD ⁽⁴⁷⁾ eveneens met behulp van de snaargalvanometer herhaald. Deze onderzoekers konden de door PIPER gegeven interpretatie van de groote golven uit het E.M.G. in het algemeen bevestigen. Zij wijzen er echter op dat een bepaling der impulsfrequentie alleen dan geoorloofd is, wanneer deze golven volkomen glad van vorm zijn, iets dat slechts gedurende een korte tijd voor kan komen, maar dan voor deze bepaling toch wel voldoende is.

Volgens WACHHOLDER ⁽⁸⁰⁾ is alleen dan een dergelijke bepaling verantwoord, wanneer, door gelijktijdige afleiding van verschillende plaatsen in de spier, congruente actiestroombeelden geregistreerd kunnen worden. Daar echter, een enkele uitzondering daargelaten, dit bijna nooit het geval is, is het volgens WACHHOLDER ongeoorloofd om op deze wijze het innervatierythme te bepalen.

Ook in dit verband dienen de proeven van ADRIAN en zijn medewerkers te worden genoemd. Zooals reeds boven werd opgemerkt is het E.M.G. volgens ADRIAN samengesteld uit de ontladingen van de, bij een bepaalde contractiegraad actieve motor-units. Naarmate de contractiegraad grooter is neemt zoowel het aantal als de ontladingsfrequentie der aan de contractie deelnemende units toe. Bij de sterkere contracties, zouden de ontladingen der actieve eenheden, steeds duidelijker een neiging tot synchrone werkzaamheid ontwikkelen, hetgeen ook volgens deze onderzoekers de grootere golven van het E.M.G. zou kunnen verklaren.

Dat, niettegenstaande een synchrone activiteit der spiervezels, toch een gladde bewegingsafloop kan optreden moet volgens ADRIAN ⁽⁹⁾ verklaard worden door het feit, dat bij grootere spierspanningen de impulsfrequentie van elke motor-unit waarschijnlijk zoo groot geworden is, dat elke spiervezel dan steeds in een volkomen tetanus blijft verkeren. Bij geringere spierspanningen daarentegen, waarbij de impulsfrequentie veel geringer is, zou geen enkele vezel een constante spanning meer kunnen ontwikkelen. Een synchrone activiteit der spiervezels zou bij handhaving van een gladde bewegingsafloop dan niet meer mogelijk kunnen zijn. Hiervoor zou juist een asynchrone activiteit, waarbij op elk moment de relaxatieperiode van één met de periode van spanningsontwikkeling van een andere motor-unit samenvalt, noodzakelijk zijn. Dat deze asynchrone bij geringe spierspanningen inderdaad

aanwezig zou zijn, komt volgens ADRIAN tot uitdrukking in de kleine, zeer frequente golfjes, welke bij deze spanningen in het E.M.G. zijn waar te nemen.

Langs verschillende wegen heeft ADRIAN ⁽⁵⁾ getracht het bestaan van een synchronisatietendenz aan te toonen. Met behulp van de particele doorsnijdingstechniek van de n.phrenicus, leerde de studie van de motorische neurogrammen, welke proximaal en distaal van de doorsnijding direct na elkaar werden opgenomen, dat de ontladingsfrequentie in één enkele zenuwvezel bij krachtige adembewegingen gelijk is aan de topfrequentie van het neurogram van de geheele zenuw. Bij matig sterk uitgevoerde adembewegingen zouden de groote summatietoppen meer naar het toeval gerangschikt en geringer in aantal zijn dan de ontladingsfrequenties der enkele vezels. Voor het ontstaan van toevallige summatietoppen is, behalve de ontladingsfrequentie van elke zenuwvezel, ook het aantal actieve vezels van belang. ADRIAN meende echter te hebben aangetoond dat de n.phrenicus, in tegenstelling met andere motorische zenuwen, de spierspanning alleen regelt door een toename van het aantal impulsen per zenuwvezel en niet door een toename van het aantal actieve vezels. Bij de n.phrenicus kan een vaker voorkomen van de groote summatietoppen volgens deze onderzoeker dus niet door een toename van het aantal vezels worden verklaard. Mede uit deze overwegingen meent ADRIAN de voor het toeval te groote neiging tot topvorming alleen te kunnen verklaren door aan te nemen dat de voorhoorncellen der betrokken zenuwvezels bij diepe respiratiebewegingen min of meer synchroon hun impulsen uitzenden.

Daar deze onderzoeker ook zeer uitvoerig de electriche verschijnselen der sensibele zenuwen heeft onderzocht, viel hem op dat er vaak een groot verschil bestaat tusschen het neurogram van een sensibele en dat van een motorische zenuw. Bij een sensibele zenuw ontladen alle vezels zich naar willekeur en vertoonen daarom altijd een zeer onregelmatig actiestroombeeld met een zeer hoge totaalrequentie van meestal kleinere topjes. Bij een motorische zenuw zou daarentegen, bij de uitvoering van krachtige bewegingen, altijd een neiging tot groep- of topvorming zijn waar te nemen.

ADRIAN ⁽⁹⁾ gaat in zijn conclusies zoo ver dat hij bij alle electrogrammen, waarin groote, regelmatig terugkeerende golven zijn waar te nemen, een synchronisatietendenz veronderstelt. ADRIAN acht het dan ook niet uitgesloten dat de door hem en BUYTENDIJK ⁽⁷⁾ geregistreerde potentiaalschommelingen in de geïsoleerde hersenstam van de goudvisch tot een dergelijke tendenz moeten worden terug-

gebracht. In zijn monographie „The mechanism of nervous action” oppert ADRIAN ⁽⁹⁾ weliswaar eenige mogelijkheden waardoor de synchronisatietendenz verklaard zou kunnen worden, doch direct laat hij hierop volgen: „I fear it will need a great deal more work to substantiate any views of this kind, though perhaps it may not need much to upset them.”

BOUMAN en VAN RIJNBERK ⁽¹⁸⁾ wijzen op het feit, dat ook in het zuiver mechanisch ontwikkelde spiergeruisch een rythme van ongeveer 50 in de seconde is vast te stellen. Bij registratie ontstaat een curve welke in veel opzichten met het E.M.G. overeenkomt. Ook in deze curven zijn bij sterkere contracties grootere golven waar te nemen, welke deze onderzoekers als een uiting van de dan meer ontwikkelde synchrone activiteit der motor-units beschouwen.

Conclusie:

De in dit literatuuroverzicht genoemde feiten toonen dus o.a. aan, dat in het algemeen een synchrone impulsuitzending van de voorhoorncellen wordt aangenomen, waardoor de in het E.M.G. waar te nemen A-golven tot stand zouden komen.

Er dient echter op gewezen te worden dat de genoemde feiten voor deze hypothese slechts indirecte bewijzen vormen. De juistheid van deze interpretatie van het E.M.G. is m.i. alleen direct te bewijzen door absoluut gelijktijdig zoowel het E.M.G. van de geheele spier als van een enkele motor-unit te registreeren. Hierbij moet dan worden aangetoond dat twee opeenvolgende A-golven uit dezelfde motor-units zijn opgebouwd. Blijkt evenwel dat dit niet het geval is, zoo bestaat er ook geen enkele reden meer om een synchronisatietendenz ter verklaring van het „PIPER-rythme” aan te nemen. Evenmin is het dan geoorloofd de impulsfrequentie der motor-units uit dit rythme te bepalen.

HOOFDSTUK II.

BESCHRIJVING VAN TECHNIEK EN METHODE.

In verband met hetgeen in de inleiding werd opgemerkt dient de registratietechniek van actiestroomen van dien aard te zijn, dat eventueele vervormingen door de apparatuur veroorzaakt, tot een minimum beperkt blijven. Voor een natuurgetrouwe reproductie moeten alle schakels, welke in de keten vanaf de afleidingselectroden tot aan het geregistreerde beeld van de curve zijn gelegen, dus goed in acht worden genomen. In deze keten vormde het instrument, dat ten slotte de curve moest opteekenen, meestal de zwakste schakel. Ook al werd bij registratie een massaloos bewegende lichtbundel gebruikt, toch bleken de mechanische eigenschappen van het registrerende systeem zelf nog steeds oorzaak van vertekening te zijn. Frequenties overeenkomende met de eigenfrequentie van het systeem werden goed, alle andere echter met te kleine amplitudo weergegeven, terwijl steeds een bovengrens te vinden was, waarboven het systeem de trillingsfrequentie niet meer kon volgen.

Bij gebruik van de kathodestraaloscillograaf is echter de massa van de te bewegen bundel electronen zoo gering dat van dergelijke stoornissen geen sprake meer kan zijn, in elk geval vallen deze weg tegen die vervormingen, welke een gevolg zijn van de zuiver electriche eigenschappen van dit instrument. Deze laatste stoornissen, welke voornamelijk veroorzaakt worden door de capaciteit der afbuigplaatjes liggen echter zeer ver buiten het physiologisch gewenschte frequentiegebied, zoodat de kathodestraal alle bio-electrische potentiaalschommelingen volkomen onvervormd kan registreren.

Een ernstig nadeel van de kathodestraaloscillograaf is de groote ongevoeligheid. Daar dit instrument pas een minimale uitslag geeft bij een spanningswisseling van minstens eenige Volts en de te registreren potentiaalschommelingen in de orde van grootte van micro-Volts liggen, is een 100.000 tot 1000.000 voudige spanningsversterking noodzakelijk. De natuurgetrouwe reproductie, welke verlangd wordt van het registratieapparaat, wordt dus ook geëischt van de te gebruiken versterker. Daar dit gedeelte van de apparatuur voor het

onderhavige onderzoek speciaal werd gebouwd, moge hier eerst een beschrijving volgen.

A. DE VERSTERKER.

a. Enkele algemeene opmerkingen.

Bij de opgave om bepaalde bio-electrische potentialen zonder vorming te versterken, bedenken we dat op elke periodieke stroomvorm een analyse volgens FOURIER is toe te passen. Hierdoor kan elke stroomvorm altijd uit een bepaalde sinusvormige grondtrilling, waarop een aantal harmonische boventrillingen zijn gesuperponeerd, opgebouwd worden gedacht. Deze beschouwingswijze veroorlooft ons bij de ijking van de versterker na te gaan in hoeverre één of meer versterkingstrappen in staat zijn sinusoïdale stroomvormen van diverse frequenties met dezelfde amplitudo door te laten. Deze belangrijke eigenschap van een versterker kan men aangeven in een diagram, de frequentiekaracteristiek, waardoor de onderlinge verhoudingen der amplitudines, waarmee alle frequenties van een bepaald frequentiegebied worden versterkt, tot uitdrukking worden gebracht. In het meest ideale geval is deze karakteristiek een rechte lijn evenwijdig aan de abscis, waarop de frequenties zijn uitgezet.

Behalve op een practisch rechte frequentiekaracteristiek moet er ook op worden gelet dat door de versterker geen potentiaalschommelingen worden opgewekt, welke bij de te registreren potentialen eerst niet aanwezig waren en de analyse van het geregistreerde actiestroombeeld zouden kunnen bemoeilijken. Deze vervormingen kan men echter voor het grootste deel wel in een bepaalde maat, de z.g.n. „Klirrfaktor”, weergeven. Deze factor geeft in procenten de verhouding aan van de vectorische som van alle amplitudines der in de versterker opgewekte potentiaalschommelingen (boventrillingen) tot de versterkte amplitudo van een aan de versterker toegevoerde, zuiver sinusvormige (grond-) trilling. Het is duidelijk, dat een versterker in dit opzicht des te beter is, naarmate deze factor zoo klein mogelijk kan worden gehouden. Een practisch rechte frequentiekaracteristiek en een zoo klein mogelijke „Klirrfaktor” zijn de eerste eischen waarvan men zich bij de keuze van het versterkertype al dadelijk rekenschap geeft. Transformator-versterkers, waarbij deze twee factoren, althans voor physiologische registratiedoeleinden, te ongunstig zijn, kwamen voor ons onderzoek dan ook niet in aanmerking.

Zoolang men niet over versterkerlampen beschikt, waarvan de karakteristiek, welke de betrekking tusschen roosterspanning- en

plaatstroomvariatie aangeeft, volkomen recht is, zal men echter ook met versterkertypes waarin geen transformatoren worden toegepast, nooit een „Klirrfaktor” = 0, kunnen bereiken. Houdt men echter rekening met de absolute breedte van het filmmateriaal, 36 mm., en de doorsnede van de geregistreerde lichtvlek, 1 mm., zoo zal men van een „Klirrfaktor” kleiner dan 3% practisch weinig bemerken.

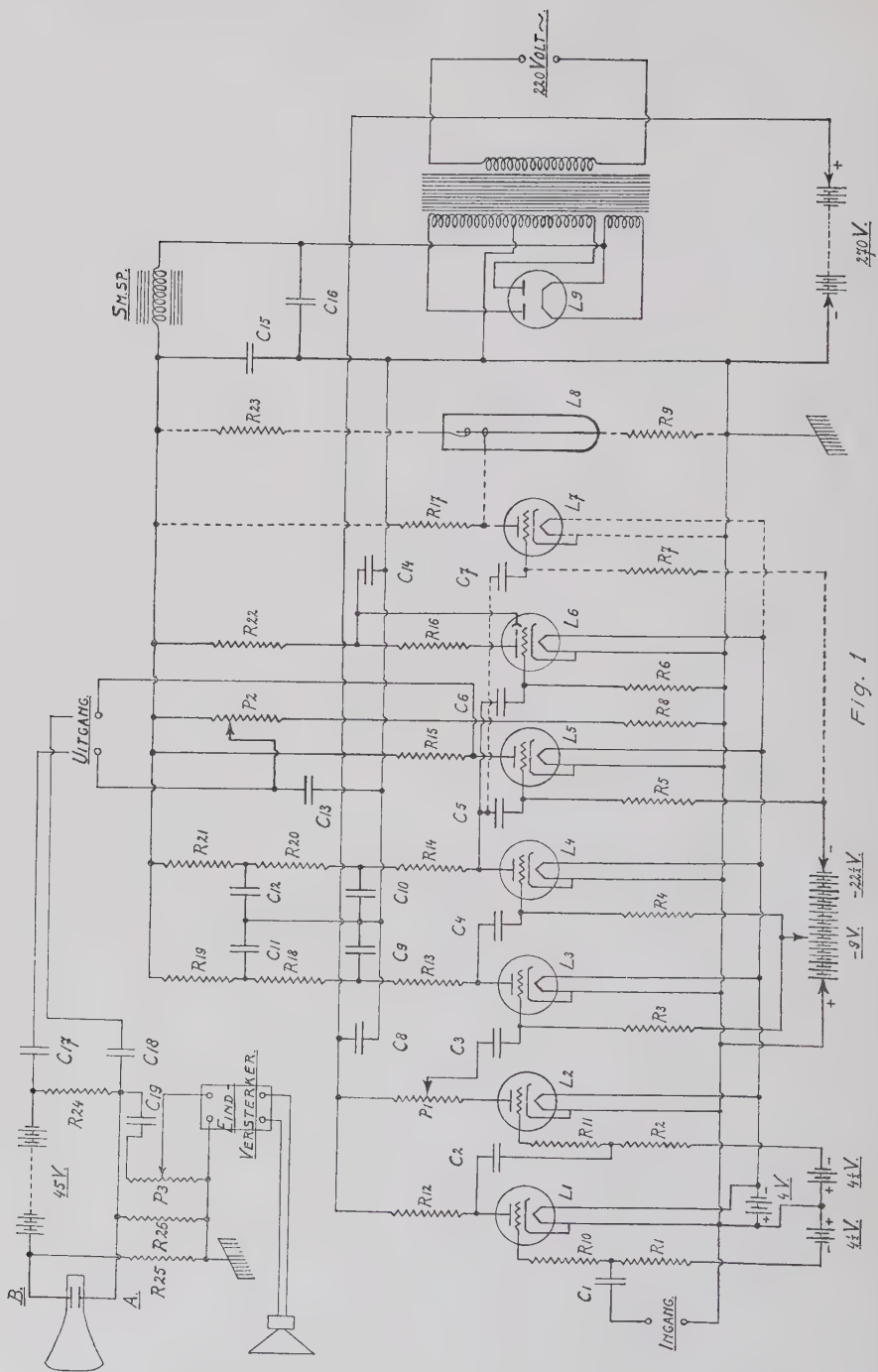
Veelal gebruikelijk zijn de weerstandversterkers welke, mits een juiste keuze van de onderdeelen is toegepast, gemakkelijk aan deze eisch voldoen. In hoofdzaak onderscheidt men van dit versterkertype twee soorten: 1°. de gelijkstroom- en 2°. de wisselstroomweerstandversterkers. Hoewel de gelijkstroomversterkers over een grooter frequentiegebied een meer rechte karakteristiek hebben, is men momenteel nog niet in staat een stabiele gelijkstroomversterker te construeeren welke maximaal evenveel kan versterken als een goede wisselstroomversterker. Met wisselstroomversterkers kan men gemakkelijk de maximale versterkingsgraad bereiken welke in het algemeen met lampversterkers mogelijk is. Zooals bij de snaargalvanometer het opvoeren van de gevoeligheid begrensd wordt door de BROWN'sche beweging, zoo vinden we bij versterkers de grens door de ongelijkmatige electronen-emissie van de gloeidraad van de eerste versterkerlamp gesteld. Om deze reden kan men met lampversterkers potentialen beneden 10 micro-Volt niet onvervormd meer registreren.

Daar bepaalde bijzonderheden van bio-electrische potentialen soms ook in deze orde van grootte zijn gelegen, verdienen de pogingen, welke men juist tegenwoordig in de lampenindustrie instelt, om de door dit verschijnsel veroorzaakte instabiliteit (lampgeruisch) te verminderen, zeer zeker de aandacht van de electrophysiologie.

b. N a d e r e b i j z o n d e r h e d e n.

De bij de proeven gebruikte versterker wordt, met de hierin verwerkte onderdeelen, in principe weergegeven door het schema van fig. 1 en de stuklijst op blz. 29. Bij de constructie werd aan de volgende zes punten bijzondere aandacht geschonken en deze komen bijgevolg voor een nadere bespreking in aanmerking.

1. Versterkingsgraad.
2. Sterkteregeling.
3. Voeding.
4. Stabiliteitsvoorzorgen.
5. Gebruikte onderdeelen.
6. IJking.



1. *Versterkingsgraad.*

De gevoeligheid van het eindinstrument en het lampgeruisch van de eerste lamp bepalen de maximale versterkingsfactor, welke voor een versterker, zal deze laatste nog practisch bruikbaar zijn, toelaatbaar is. De aldus bepaalde maximale versterkingsgraad moet dus zoodanig zijn dat de, door het lampgeruisch veroorzaakte, instabiliteit net op de curve is waar te nemen. Daar het overbodig is om de lijn, welke de curve schrijft, nog dunner te maken, is, bij gebruik van normaalfilm van 36 mm. breedte, een instabiliteit van ongeveer 1 mm. uitslag op de film nog net toelaatbaar. Gebruiken we een kathodestraaloscillograaf met een scherm diameter van 180 mm. dan komt dit met een instabiliteit van 5 mm. op het scherm overeen. De door mij gebruikte oscillograaf geeft deze uitslag wanneer een spanningsverschil van ongeveer 5 Volt op de afbuigplaatjes wordt aangebracht. Het lampgeruisch van de eerste lamp komt in amplitudo overeen met een bij deze lamp tusschen rooster en kathode aangebrachte wisselspanning van 5 à 10 microvolt. Hieruit volgt dus dat een versterker moest worden geconstrueerd welke ongeveer een spanningsversterking van 1000.000 maal kan garandeeren.

Bij de beschrijving van een bouwplan is men in de versterkertechniek in het algemeen gewend, met het oog op de gewenschte energieafgifte, bij de eindlamp te beginnen. In tegenstelling met de meeste andere versterkerinstallaties behoeft hier niet op energieafgifte te worden gelet, daar de kathodestraaloscillograaf een instrument is, dat uitsluitend op „spanning” reageert. De aansluiting op de laatste lamp kan derhalve parallel aan een groote belastingsweerstand plaats vinden. Deze eindtrap moet echter wel in staat zijn een maximale wisselspanning van ongeveer 200 Volt onvervormd aan de afbuigplaatjes van de BROWN'sche buis te kunnen afgeven. In navolging van HOLZER ⁽⁵¹⁾ gebruikte ik daarom als eindlamp het, met de Telefunken R.E.N. 1104 overeenkomende lamptype E. 409 van Philips, welk type bij een anodespanning van ongeveer 450 Volt, een negatieve roosterspanning van $22\frac{1}{2}$ Volt en een anodeweerstand van 100.000 Ohm, ruim aan de gestelde eischen kan voldoen. De slechts 10-voudige versterking welke met deze trap wordt bereikt, houdt in dat de voorgaande trappen de nog noodzakelijke 100.000-voudige versterkingsgraad hebben te leveren. Liever dan pentoden, werden bij voorkeur ook hiervoor triodelampen gebruikt. De schermroosterspanning is bij de eerste soort versterkerlampen vaak vrij critisch, zoodat, vooral als een dergelijke lamp gedurende eenige tijd in gebruik is geweest of als de gloeispanning iets is gedaald, de juiste schermroosterspanning

herhaaldelijk moet worden ingesteld. Volgens HOLZER zouden bovendien de pentoden vaak door het transport iets zijn beschadigd. De grootere versterkingsgraad welke met deze lampen per trap is te bereiken weegt m.i. niet tegen deze bezwaren op. De geringere inwendige lampcapaciteiten van de pentoden treft men ook aan bij de triode, type AC2 van Philips, welke van een topaansluiting voor het rooster is voorzien. Vier van deze in cascade geschakelde trioden bleken voldoende te zijn om de voor de eindlamp gewenschte vóórversterking op stabiele wijze te verzekeren.

2. Sterkteregeling.

Toen in principe was besloten de versterker met vier lampen van het type AC2 en één van het type E.409 uit te voeren, werd overwogen op welke plaats de sterkteregeling zou worden aangebracht. Deze inrichting was absoluut noodzakelijk daar de door mij te onderzoeken bio-electrische potentialen zoowel in de orde van grootte van micro als van milli-Volts kunnen voorkomen. Zou men bij registratie van de grootere potentialen de versterkingsgraad niet reduceeren dan treedt onherroepelijk overbelasting in de laatste versterkingstrappen op, wat zich in de curve door het optreden van plateautjes in de grootste spanningstoppen (vgl. curve no. 2B van fig. 46) zou manifesteren. Om dezelfde reden verdient het aanbeveling de sterkteregeling reeds in één van de eerste trappen aan te brengen. Bevindt zich deze inrichting na de eerste versterkingstrap, dan heeft men het voordeel dat in die gevallen, waarbij met minder versterking kan worden volstaan, hierdoor bovendien het lampgeruisch van de eerste lamp kan worden verminderd. Zooals uit het schema blijkt is de anodeweerstand van de tweede lamp als een variabele potentiometer (P_1) uitgevoerd. Gewoonlijk bereikt men de sterkteregeling door op de plaats van een roosterlekweerstand een variabele potentiometer aan te brengen. Uitvoering in de anodekring biedt echter het voordeel dat de tijdconstante van de versterker van de sterkteregeling onafhankelijk is. Wil men bijvoorbeeld naderhand de tijdconstante van de versterker wijzigen dan is dit op de eenvoudigste wijze te bereiken door één van de kleine, goedkope en gemakkelijke bereikbare roosterlekweerstanden door één van andere waarde te vervangen.

De tweede variabele potentiometer, (P_2), welke in het schema voorkomt dient er voor om, bij directe aansluiting van de kathodestraaloscillograaf op de versterkeruitgang, over een methode te beschikken, waardoor de lichtvlek op het fluoresceerende scherm gemakkelijk kan worden gecentreerd. Bij de onderzoekingen werd echter

deze potentiometer niet veel gebruikt, daar naderhand bleek dat bij aansluiting van de kathodestraaloscillograaf via een paar aparte scheidingscondensatoren van elk $1 \mu\text{F}$.capaciteit achter de versterker-uitgang, een veel minder verstrooide lichtvlek op het scherm kon worden verkregen. De constante afwijking welke de electronenstraal toen weer tengevolge van het aardmagnetisme ondervond werd daarbij door een aparte batterij van 45 Volt gecompenseerd. Deze aansluitingswijze wordt in het schema van fig. 1 door het gedeelte, dat zich achter de versterkeruitgang bevindt, weergegeven. Dit gedeelte bevond zich met de oscillograaf en een contr  leluidspreker, aangesloten op een normale gramfoonversterker, in een aparte registratiekamer.

3. Voeding.

Daar de stabiele werking van een versterker zeer sterk afhankelijk is van het constant blijven van de verschillende, voor de lampen benodigde spanningen, heb ik eerst getracht de geheele voeding uit het lichtnet te betrekken. Zooals bekend heeft de voeding tot taak de spanningen voor het gloeilichaam, de plaat en het rooster te leveren. Het is mij echter niet mogen gelukken een algeheele wisselstroomvoeding, hoe ideaal deze ook in verband met de eenvoud van bediening en onderhoud zou zijn geweest, bij een laagfrequentversterker met een theoretisch maximale versterkingsgraad toe te passen. De versterkingsgraad is dan zoo groot dat, hoe goed de uitwendige afscherming ook mag zijn, altijd in het inwendige van de eerste versterkerlamp nog steeds te veel stoorspanning van de 50-periodenstroom, waarmee het gloeilichaam wordt gevoed, op het rooster van deze lamp wordt ge  nduceerd.

De eenige manier om toch een, door het net gevoede, niet storende gloeistroom te verkrijgen, zou misschien volgens een ouderwetsche methode te bereiken zijn geweest als na de gloeistroomtransformator gelijkrichting was toegepast. Om op deze wijze een stabiele, volkomen afgevlakte en vooral bedrijfszekere gelijkstroom van ongeveer 5 Amp. bij 4 Volt spanning te verkrijgen, was technisch echter geen eenvoudige opgave. Eenvoudiger leek het mij de gloeistroom uit twee parallel-geschakelde 4-Volts accu's, tezamen met een capaciteit van 140 Amp  re-uur, te betrekken, waarbij er voor gezorgd werd steeds een dergelijke combinatie geladen op reserve te houden.

De vereischte plaatspanningen van maximaal 450 Volt voor de eindtrap konden wel uit een plaatstroomapparaat worden betrokken. De hierin toegepaste hoogspanningstransformator was een product van de Noord Nederlandsche Radiowerken met de volgende spannings-verhoudingen: primair: 220 Volt; secundair: 2×450 Volt (max. 20 m.

Amp.) + 1×4 Volt (max. 2 Amp.). De dubbele gelijkrichting werd door de gelijkrichtlamp no. 80 van Sylvania tot stand gebracht, welke ondanks de voor deze lamp te geringe gloeispanning van 4 Volt toch zeer betrouwbaar functioneerde. Daar het totale stroomverbruik van de versterker vrij gering was, (7 m.Amp.), kon in de afvlakinrichting een smoerspoel (Ferrix, type E. 200) met de hoge zelfinductiewaarde van 100 Henry met succes worden toegepast. Bij de derde en vierde trap werd bovendien afvlakking verkregen door de ontkoppelinrichting welke in het schema door de weerstanden R_{18} , R_{19} , R_{20} en R_{21} , alsmede door de condensatoren C_9 , C_{10} , C_{11} en C_{12} wordt voorgesteld. Bij de eerste proeven werd de plaatspanning voor de twee eerste trappen, nadat op dezelfde wijze eerst ontkoppeling was toegepast, ook uit hetzelfde plaatstroomapparaat betrokken. Nadat de versterker een maand in gebruik was geweest, bleek mij echter, dat wanneer de gloeistroomaccu's maar iets van hun spanning hadden verloren de versterker vaak spontane genereer-neigingen ging vertoonen. Door, zooals in fig. 1 is aangegeven, deze spanningen naderhand uit een aparte anodebatterij te betrekken, kon dit hinderlijke verschijnsel echter tot verdwijning worden gebracht. De in het toestel toen vrij komende ontkoppel- en afvlakcondensatoren werden alle parallel over de anodebatterij geschakeld, hetgeen in het schema door C8 wordt weergegeven.

Voor de roosterspanningen was er de keus, deze of automatisch of met behulp van batterijtjes uit te voeren. Bij een automatische roosterspanning moest evenwel in alle kathodeleidingen ontkoppeling worden toegepast, een maatregel, welke een rechte frequentie-karakteristiek zeker niet ten goede zou zijn gekomen. Veiliger vond ik het daarom deze spanningen uit ingebouwde batterijtjes te betrekken, voor de eerste twee lampen werd zelfs voor elke trap een apart exemplaar gebruikt. Als de rooster batterijtjes te veel van hun spanning hadden verloren, was dit, behalve bij de geregeld uitgevoerde contrôlemetingen, ook weer aan spontane genereer-neigingen te bemerken, hetgeen echter na de ingebruikneming van de aparte anodebatterij eveneens sterk verminderde.

4. *Stabiliteitsvoorzorgen.*

Met het oog op een gemakkelijke verplaatsbaarheid en een eenvoudige bediening leek het mij gewenscht de geheele versterker in één enkele afgeschermd kast onder te brengen. Bij een compacte samenbouw bestaat echter altijd het gevaar dat de laatste trappen op de eerste terugwerken, hetgeen zich uit in een neiging tot genereren,

waarbij zoowel zeer lage als zeer hoge frequenties opgewekt kunnen worden, in elk geval wordt de versterker door de zoo ontstane instabiliteit onbruikbaar. Bij een voor de kathodestraaloscillograaf geschikte versterker verkeert men echter in het voordeel dat voor de eindtrap met een lamp met een zeer gering anodestroomverbruik kan worden volstaan, waardoor de kans op terugkoppelingen belangrijk wordt verminderd. Door het gebruik van de AC2 lampen kon met succes van de op de ballon aangebrachte afscherming worden geprofiteerd, zoodat, ter vermijding van ongewenschte koppelingen bij een wat ruim opgezette chassismontage, van een verdere afscherming van de versterkingstrappen kon worden afgezien. Wel moesten de af- en toevoerleidingen van en naar de versterker van elkaar gescheiden worden gehouden, hetgeen door gebruikmaking van afgeschermd microfoonkabels kon worden bereikt. Om de kans op spontane genereer- neigingen nog meer te verminderen werden bovendien voor de eerste twee trappen de „remweerstanden” R_{10} en R_{11} toegepast.

Om een op maximale gevoeligheid ingestelde versterker behoorlijk te kunnen gebruiken, moest bovendien met van buiten afkomstige stoorvelden rekening worden gehouden. Wil men hiervan geen last ondervinden zoo heeft men in de eerste plaats te zorgen dat, bij gebruik van de versterker, het aantal storingsbronnen tot een minimum blijft beperkt, waarna de resteerende stoorvelden door een voldoende afscherming onwerkzaam worden gemaakt. Om deze redenen werd bij elke fotografische opname de elektrische lichtleiding van de onderzoek- kamer door een buiten dit vertrek aangebrachte schakelaar volkomen vrij van netspanning gemaakt.

Als onderzoekkamer werd de, ver van storende motoren verwijderde, geluidsvrije kamer van het laboratorium gebruikt. De loodmantel welke deze kamer aan alle kanten omhult bleek voldoende geaard te zijn, zoodat electrostatische storingen niet op de proefpersoon en de versterker konden inwerken. Ter vermijding van electromagnetische stoorvelden werd de versterker bovendien nog in een 6 mm. dikke plaatijzeren kist (afmetingen $50 \times 20 \times 20$ cm.) ondergebracht. De plaatstroomtransformator en de afvlaksmoorspoel welke belangrijke electromagnetische stoorvelden veroorzaken, werden in een apart kistje van hetzelfde materiaal buiten de geluidsvrije kamer opgesteld.

Zal een afscherming effectief zijn en juist niet als een antenne functioneeren, dan is het noodig dat de afscherming door een zoo gering mogelijke weerstand wordt geaard. Bij de opstelling bleek hoe belangrijk een geringe aardweerstand is: een weerstandverschil van slechts enkele Ohms kon het effect van de overigens goede afscherming te niet doen.

Voor een stabiel functionneeren van de versterker is het absoluut noodzakelijk dat hierop de aarding eveneens wordt aangebracht. Wordt dit nagelaten dan begint de versterker zeker te brommen en gemakkelijk te genereeren. Deze verplichting tot aarding van de versterker, waaraan niet is te ontkomen, brengt, wanneer men met meer dan één versterker van één en hetzelfde object verschillende bio-electrische potentialen wil registreeren, eigenaardige moeilijkheden met zich mee, waarop op blz. 103 e.v. nog nader zal worden teruggekomen.

Behalve dat de versterker gevrijwaard moest zijn tegen electriche stoorvelden, dienden ook voorzorgen tegen zuiver mechanische trillingen te worden genomen, daar anders het „microfonisch effect” zich gemakkelijk zou kunnen laten gelden. De, voor dit hinderlijke verschijnsel meest gevoelige, eerste lamp werd hiervoor apart uitgezocht, en door deze bovendien in watten in te pakken en de contrôle-luidspreker in de registratiekamer op te stellen, werd van deze storingsbron verder niet veel last meer ondervonden.

Daar bij het onderzoek de registratie in een ander vertrek geschiedde, waar zich dus ook de kathodestraaloscillograaf bevond, was het m.i. gewenscht om in de onderzoekkamer over een contrôle-inrichting te beschikken, welke mij in de eerste plaats over de stabiele werking van de versterker zelf voortdurend kon oriënteeren. Dit werd bereikt door een z.g.n. „afstemindicator” in de versterker in te bouwen. De twee gebouwde versterkers, welke overigens in principe aan elkaar gelijk waren, verschillen alleen in de keuze van deze indicator. Om in fig. 1 niet tweemaal de geheele versterker over te teekenen zijn terwille van de eenvoud in dit schema deze twee indicatoren achter één en dezelfde versterker weergegeven, waarbij evenwel de schakeling van de „neon-afstemindicator” (L_8) met de daarbij behoorende eindlamp (L_7) gestippeld is aangeduid. In de eene versterker werd het z.g.n. „tooveroog” van Philips, type AM1, toegepast. De indicatie voor de stabiele werking van de versterker wordt hierbij verkregen door de roosteraansluiting met het proefobject te verbreken en er dan op te letten of de klaverbladvormige schaduwfiguur op het ingebouwde fluoresceerende schermje van de AM1 goed rustig staat. Op de plaats van de AM1 werd in de reserveversterker de neonafstemindicator, type G.J.R. 320Z., van Osram toegepast. Daar deze indicator echter veel ongevoeliger is, werd een aparte versterkingstrap hiervoor noodzakelijk geacht. Door eveneens de roosteraansluiting van de versterker waarin deze indicator is toegepast te verbreken en op de constante lengte van het oplichtende neonzuiltje te letten, is ook van de stabiliteit

van deze versterker een goede indruk te krijgen. In het gebruik bleken deze indicatoren nog een extra voordeel op te leveren, ze wijzen n.l. tevens aan in hoeverre de gloeistroomaccu's zich hebben ontladen. Bij het „tooveroog” is dit aan de breedte van de lichtsegmenten, bij het neonbuisje aan de lengte van het oplichtende zuiltje te beoordeelen. Bij alle proeven bleken beiden systemen in het gebruik even goed te voldoen en voor het welslagen der proeven bijna onmisbaar te zijn.

Daar het neonbuisje zelf een frequentiekaracteristiek heeft, welke niet voor die van een kathodestraaloscillograaf behoeft onder te doen, heb ik ook nog getracht dit goedkoope instrumentje zelf als oscillograaf te gebruiken. Voor de fotografische registratie van spieractiestroommen bleek de intensiteit van het neonlicht echter ongeveer tien maal te zwak te zijn, zoodat van een dergelijke toepassing van dit nuttige instrumentje moest worden afgezien.

Op gezag van de opmerking van ADRIAN ⁽⁵⁾, dat acustische contrôle een onmisbaar hulpmiddel voor het onderzoek van de actiestroommen zou zijn, heb ik deze wijze van contrôle eveneens toegepast. Zooals bij de beschrijving van mijn proeven nog nader zal blijken kan ik het nut hiervan volkomen bevestigen. Hiervoor werd in fig. 1 het punt A, via een scheidingscondensator en een potentiometer voor de sterkteregeling met een aparte eindversterker, waarop een luidspreker was aangesloten, verbonden.

5. Gebruikte onderdeelen.

Met het oog op een blijvend stabiel functionneeren werden de gebruikte onderdeelen van een zoo goed mogelijke kwaliteit gekozen. Voor de twee draadgewonden potentiometers, P_1 en P_2 , werd van het betrouwbare General Radio Co. materiaal het type no. 604 uitgezocht, welke potentiometer in het gebruik van een zeer betrouwbare constructie bleek te zijn. De in de stuklijst genoemde vaste weerstanden (R_1 — R_{26}) waren alle van het Amerikaansche type (MASTERS), waarvan de soldeereindjes met het weerstandmateriaal zelf ook een goed contact bezitten. De andere vrije einden werden evenals alle andere verbindingen met hars gesoldeerd. Soldeeren met zoutzuur doet vaak een nevel van zoutzuurdruppeltjes ontstaan, welke de onderdeelen met een fijne dauw bedekt, waardoor een geleidende vloeistoffilm kan ontstaan, welke naderhand allerhande geheimzinnige stoornissen kan wekken.

De goed geïsoleerde oliecondensatoren van PHILIPS, waarvan de bedrijfszekerheid grooter is dan van papiercondensatoren, hebben betrekkelijk kleine afmetingen en werden als scheidingscondensatoren

gebruikt. Om genereerneigingen te voorkomen werden ook de mantels van de scheidingscondensatoren geaard, hetgeen in verband met de vereischte frequentiekarakteristiek nog niet geoorloofd was. Voor ontkoppel- en afvlakcondensatoren werden de weinig plaats innemende electrolytische condensatoren van BAUGATZ gebruikt, elk exemplaar met een capaciteit van $2 \times 8 \mu\text{F}$. Behalve de condensatoren C_{15} en C_{16} werden alle andere condensatoren in de versterker ingebouwd. De HYDRA-papiercondensatoren C_{15} en C_{16} , elk met een capaciteit van $4 \mu\text{F}$. en een doorslagspanning van 2000 Volt, bevonden zich in het aparte plaatijzeren kistje waarin ook de afvlakmoorspoel, hoogspanningstransformator en gelijkrichtlamp waren ondergebracht.

Wat de verdere uitvoering van de bouw betreft werden alle onderdeelen, behalve de potentiometers P_1 en P_2 op een chassis gemonteerd, dat op de kop hangende, tegen de onderkant van de deksel van de ijzeren afschermingskist was bevestigd. In het chassis waren uitsparingen voor de beide potentiometers aangebracht, welke laatste direct tegen de deksel waren gemonteerd, zoodat de onderlinge verbindingen zoo kort mogelijk konden worden gehouden.

Fig. 3 geeft een overzichtsbeeld van het inwendige van de versterker, waarbij op de achtergrond de plaatijzeren afschermkist goed is waar te nemen.

6. *IJking.*

De frequentiekarakteristiek werd opgenomen met behulp van de General Radio Co. toongenerator type 713-AM. ⁽¹¹⁾. Van de hierin opgewekte frequenties van 0—20.000 Hertz werd met behulp van een

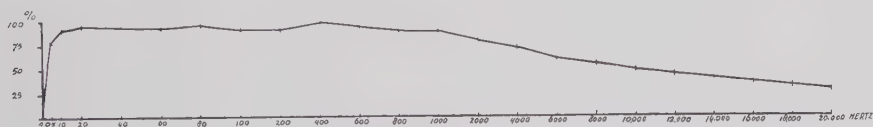


Fig. 2.

aparte, practisch capaciteits- en zelfinductievrije spanningsdeeler een zeer kleine fractie naar de versterker toegevoerd. De hierin versterkte wisselspanningen werden direct op één stel afbuigplaatjes van de kathodestraaloscillograaf aangesloten. Op het fluoresceerende scherm werd elke, hierop ontstane frequentielijn uitgemeten. Deze lengten werden in diagram tegen de frequentie uitgezet, waarvan het resultaat door fig. 2 zoodanig wordt weergegeven dat de grootste

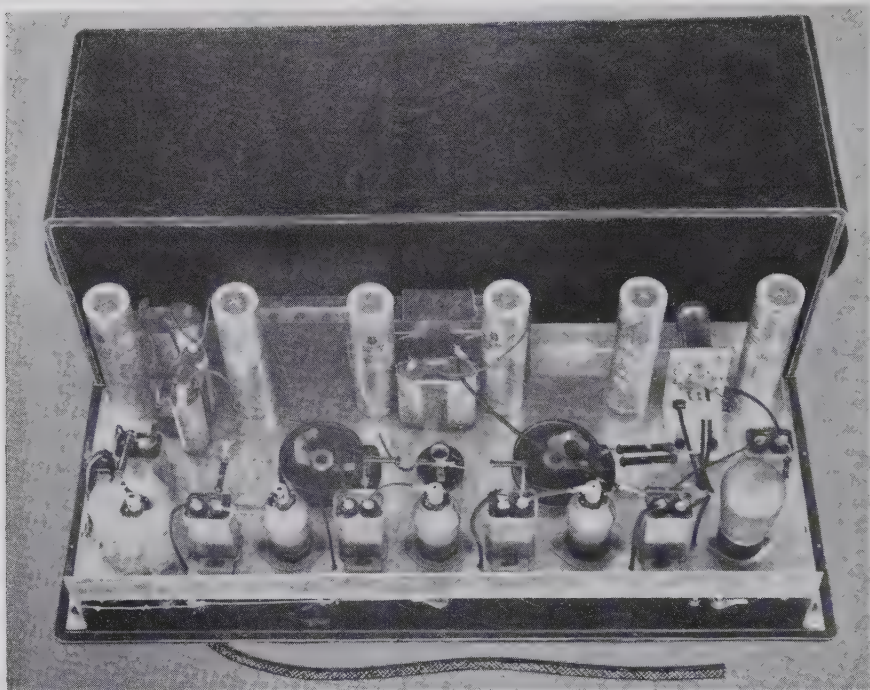


Fig. 3.

afstand tot de abscis ongeveer gelijk is aan de bruikbare breedte van het gebruikte filmpapier. Hoewel deze frequentiekarakteristiek niet volkomen recht is, blijkt de amplitudo bij een frequentie van 5000 Hertz toch nog 70% van de maximale amplitudo, welke bij ongeveer 500 Hertz werd gevonden, te bedragen, hetgeen voor het te verrichten onderzoek nog wel voldoende werd geacht.

„De „Klirrfaktor” kan men zuiver slechts op vrij ingewikkelde manieren bepalen. De methode beschreven door BENNEBROEK EVERTSZ ⁽¹⁶⁾ staat wel als één van de meest betrouwbare bekend. Daar ik echter niet over de benodigde hulpmiddelen beschikte, bepaalde ik mij er toe om een frequentie van 50 Hertz fotografisch vast te leggen. (fig. 4).

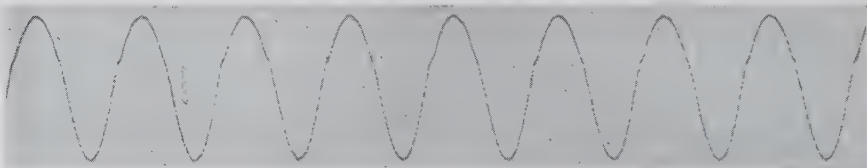


Fig. 4.

Deze sinusoidale figuur is zoo goed als geheel vrij van inspringingen en plateautjes, zoodat ook naderhand bij de registratie van spieractiestroomen dergelijke verteekeningen nauwelijks konden worden verwacht.

De stabiliteit is onafhankelijk van de grootte van de objectweerstand, zooals blijkt uit een vergelijking van fig. 5 met fig. 6: beide curven werden opgenomen bij maximale versterkingsgraad, terwijl bij fig. 5 de versterkeringang openstond, was deze bij fig. 6 kortgesloten door een weerstand van 10 Ohm.

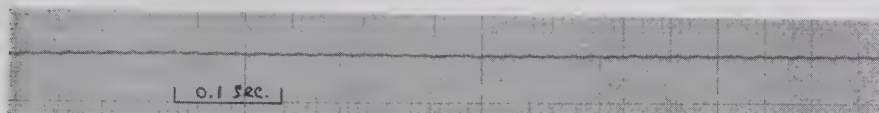


Fig. 5.

De kleine uitslagen van de schrijvende lijn worden veroorzaakt door het lampgeruis van de eerste lamp, in welke orde van grootte ook de net toelaatbare, door het plaatstroomapparaat veroorzaakte rimpeling valt.

De maximale gevoeligheid blijkt uit de ijkingscurve van fig. 6 waarbij de uitslag van A naar B $7\frac{1}{2}$ mm. op de film bedraagt, welke door een spanningsvariatie van 100 micro-Volt op de versterkeringang werd veroorzaakt.

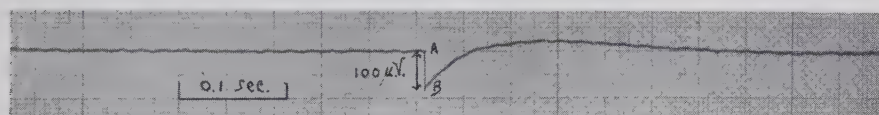


Fig. 6.

Deze zelfde amplitudo is ook te bereiken door een gelijkspanningsvariatie van 40 Volt direct op de afbuigplaatjes aan te brengen, waaruit dus volgt dat de versterker een rechthoekige spanningswisseling maximaal ongeveer $400.000 \times$ kan versterken.

In deze laatste ijkingscurve valt op hoe de schrijvende lijn, na terugkeer tot de nullijn, deze als een vrij langdurige naschommeling ook nog even passeert. Dit verschijnsel is waarschijnlijk een gevolg van de „phaseverschuiving”, welke in elke weerstandversterker, waarin scheidingscondensatoren zijn toegepast, bij de versterking van rechthoekige stroomstooten min of meer optreedt.

In dit verband moet worden gewezen op de E.C.Grammen, welke door RIJLAND ⁽⁷²⁾ met een soortgelijke techniek zijn opgenomen en waarbij o.a. de door hem aangegeven top S_2 als een bijzondere karakteristicum voor het E.C.G. wordt geïnterpreteerd. Hoewel reeds MATTHEWS ⁽⁶⁰⁾ er op gewezen heeft dat deze top waarschijnlijk aan de gebruikte versterkingstechniek moet worden toegeschreven, lijkt het mij in dit verband nuttig op 'de phaseverschuiving als bron van vervorming te attenderen.

Door de tijdconstante van de versterker op de op blz. 31 reeds aangegeven wijze te verminderen kon eventueel deze vervorming nog worden gereduceerd. Door toepassing van de daar genoemde maatregel worden echter de lagere stroomfrequenties minder goed versterkt. Bovendien bleek dat bij elk onderzoek van deze mogelijkheid tot vervorming weinig last werd ondervonden, zoodat ik alle proeven met de in de stuklijst aangegeven waarden van de roosterlekweerstand heb kunnen verrichten.

B. REGISTRATIE-APPARATUUR.

De door ons meestal gebruikte kathodestraaloscillograaf was een product van de General Radio Co., type 687-P2, dat samengebouwd met de gemakkelijk instelbare wisselstroomvoedingsbron, alsmede een ingebouwde generator voor het opwekken van zaagtandvormige „kiptrillingen” (de „Sweep”), als de combinatie 687-BM ⁽⁷³⁾ in de handel wordt gebracht. Voor physiologische doeleinden is deze combinatie ons buitengewoon geschikt en betrouwbaar gebleken. Vooral het ontbreken van een ringvormige „halo”. rondom de gefotografeerde fluorescentievlek, werd als een belangrijk voordeel ondervonden.

Het gebruik van de „Sweep” is bedoeld om stroomen van een periodiek karakter als een stilstaande Lissajous-figuur op het scherm zichtbaar te maken. Dit laatste bereikt men door de, in de „Sweep” opgewekte en in frequentie regelbare „kipspanningen” naar het verticale stel afbuigplaatjes te brengen, terwijl op het horizontale platenstel de versterkte, te registreren potentialen worden gebracht. Door het onregelmatige karakter van de spieractiestroomen is het echter niet mogelijk hiervan stilstaande E.M.Grammen op te wekken. Wel kan men zoo bewegende beelden verkrijgen welke een soortgelijke indruk als die van de fotografisch vastgelegde curve achterlaten. Deze mogelijkheid werd benut om de versterker op minimale versterkingsgraad in te stellen, voor zoover dit in verband met de kans op overbelasting noodzakelijk was. Bij de op deze wijze zichtbaar

gemaakte E.M.Grammen werd er dan op gelet of de grootste spannings-
toppen nog wel behoorlijk spits waren of dat in plaats hiervan reeds
plateautjes waren opgetreden, zooals deze in curven voorkomen,
waarbij overbelasting van de eindtrap van de versterker is opgetreden.
Wil men op het fluoresceerende scherm volkomen stilstaande E.M.
Grammen opwekken, dan dient men volgens CHAPMAN⁽²³⁾ een
kathodestraalbuis als het type E van COSSOR te gebruiken, waarvan
het scherm, door een éénmaal er langs strijkende beweging van de
electronenbundel, eenige minuten blijft nalichten.

Wat de instelling betreft, welke de intensiteit van de lichtvlek op
het fluoresceerende scherm bepaalt, zoo leerde de ervaring dat,
voor het verkrijgen van dun geteekende curven van toch voldoende
zwarteheid, het aanbeveling verdient deze intensiteit even beneden
het maximum in te stellen.

De contrastrijkdom van de curven was verder sterk afhankelijk
van de in de filmcamera aanwezige optiek en van het gebruikte film-
materiaal. De lens welke zich op een afstand van 30 cm. van het
fluoresceerende scherm bevond was een ERNEMANN „Ernostar”lens
met een brandpuntsafstand van 5 cm. Als fotografisch filmmateriaal
werd het gevoelige broomzilverregistratiepapier van de „PALA PHOTO-
WERKE te Heilbronn N” van het type MP met of type NP zonder milli-
meterindeeling gebruikt. Onderzoek met behulp van de toongenerator
leerde dat bij instelling onder normale bedrijfscondities het beeldpunt
van de lichtvlek op het fluoresceerende scherm op stilstaand filmpapier
nog net waarneembaar wordt geregistreerd, als dit punt met een
lineaire snelheid van 5 M. in de seconde over het papier wordt voort-
bewogen. De snelheid waarmee de film tijdens een actiestroomopname
gewoonlijk werd voortbewogen bedroeg meestal ongeveer 20 cm.
per seconde, welke voortbeweging door een Saja synchroonmotor,
type E, tot stand werd gebracht. Deze aandrijving geschiedde via
een pulyschijf met verschillende diameters zoodat de filmsnelheid
gewijzigd en eventueel tot 70 cm. per seconde kon worden opgevoerd.

Deze wisselende filmsnelheid maakte het noodzakelijk van een
tijdsignaal gebruik te maken, dat speciaal voor het gebruik van de
kathodestraaloscillograaf op de volgende wijze werd geconstrueerd.
Binnen in twee concentrische koperen cilindermantels bevindt zich
een klein cystoscooplampje. De binnenste cylinder, de stator, is van
één, de buitenste, de rotor, is van drie overlansche spleten voorzien.
De rotor kan door een kleine synchroonklokmotor met een constante
snelheid worden aangedreven, zoodat, alleen als de overlansche
spleten van rotor en stator tegenover elkaar staan, het licht van het

lampje wordt doorgelaten. Dit zeer lichte systeem werd op een statiefje vlak voor het bij opname ongebruikte gedeelte van het fluoresceerende scherm gemonteerd, zoodat bij registratie het doorgelaten licht steeds om de 0,05 seconde als een zwart puntje kon worden geregistreerd.

C. VERGELIJKEND ONDERZOEK OVER DE E.M.GRAMMEN GELIJKTIJDIG OPGENOMEN MET DE SNAARGALVANOMETER EN DE KATHODESTRAAL-OSCILLOGRAAF.

Door een E.M.G. gelijktijdig met de kathodestraaloscillograaf en de snaargalvanometer te registreren, was ik in staat na te gaan in hoeverre deze laatste een betrouwbaar beeld van de spieractiestroom kan geven. Voordat ik hiertoe overging trachtte ik echter eerst met de beschikbaar gestelde snaargalvanometer een E.M.G. te registreren dat een behoorlijke overeenkomst vertoonde met de beelden zooals die mij uit de literatuur bekend waren. In principe volgde ik hiervoor dezelfde methodiek als die, welke door RICHTER wordt aangegeven. In navolging van PIPER en vele anderen, onderzocht ook RICHTER de actiestroom van de onderarmflexoren, welke hierin ontstaan wanneer een in de hand gegeven dynamograaf willekeurig wordt aangespannen.

Te verwachten was dat de meest betrouwbare E.M.Grammen zouden kunnen worden verkregen als gewerkt werd met een zoo strak mogelijk gespannen snaar, waardoor deze steeds meer aperiodisch wordt, waarbij echter de toppen van het E.M.G. steeds kleiner worden. Om dan toch nog een zoo groot mogelijke uitslag te verkrijgen werd door verschillende maatregelen getracht de weerstand van het object zoo klein mogelijk te houden, in de eerste plaats door de keuze van de afleidingselectroden. WACHHOLDER⁽⁷⁸⁾ gebruikte intramusculaire naaldelectroden, waarbij de weefselweerstand zoo gering mogelijk is. Het gebruik van deze elektroden is voor de proefpersoon echter zeer pijnlijk. RICHTER⁽⁶⁹⁾ geeft aan dat de hoge weerstand van het object, bij op de huid bevestigde plaatselectroden, belangrijk kan worden verminderd als de huid onder elke electrode door een kleine punctie wordt doorboord en vervolgens uit het steekkanaaltje een bloeddruppeltje wordt geperst. De objectweerstand zou hierdoor van 250.000 tot ongeveer 15.000 Ohm dalen. Oriënteerende voorproefjes leerden dat door deze kunstgreep alle toppen van het E.M.G. inderdaad veel grooter en duidelijker worden weergegeven. Daar bij deze methode ook steeds eenige steriliteitsvoorzorgen in acht genomen moesten worden, nam ik ook nog proeven met een pasta, door de firma Eiga

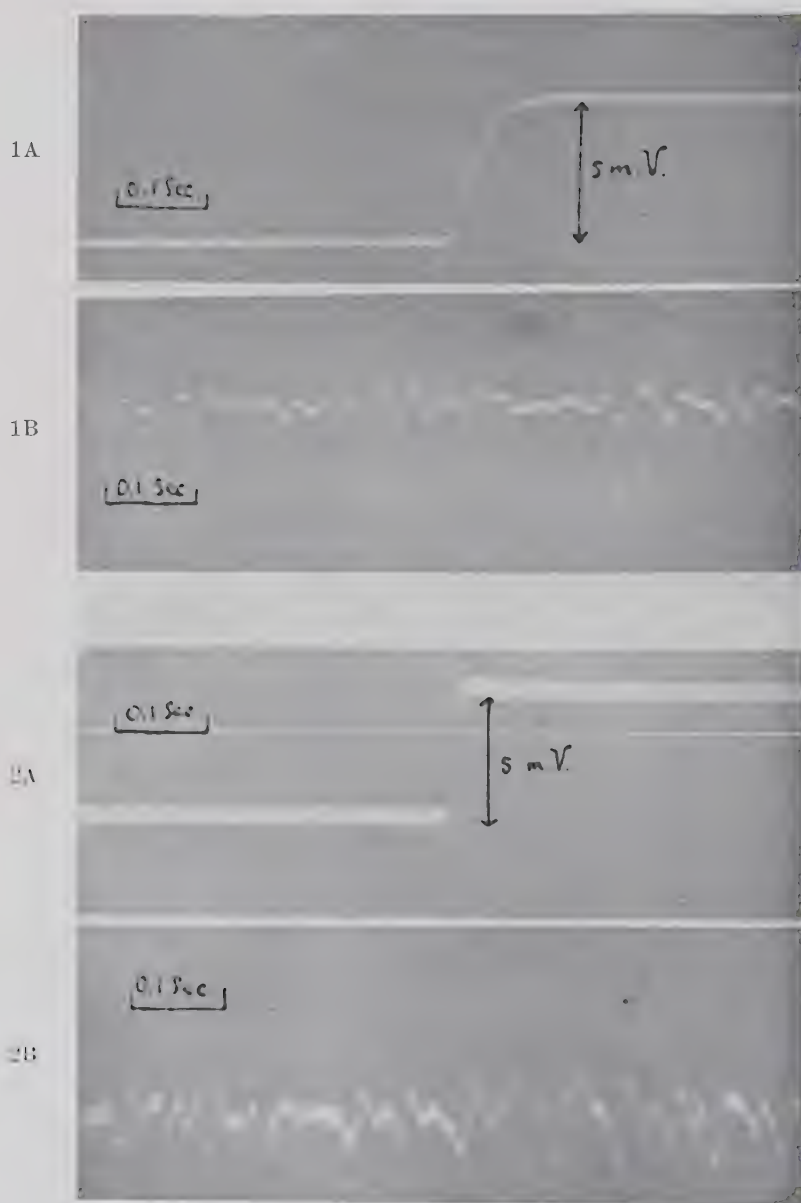


Fig. 7.

latere opnamen nog worden verbeterd (vgl. curve no.'s 1A en 2A van fig. 9) door de, als een soort diaphragma werkende, 3 mm. breede spleet van het fotokymografion te vervangen door één van 1 mm. breedte. Curve no. 2B van fig. 7 vertoont veel overeenkomst met de E.M.Grammen van RICHTER e.a., zoodat ik vervolgens tot een vergelijking met de beelden van de kathodestraaloscillograaf kon overgaan.

Het spreekt vanzelf dat men de beste vergelijking tusschen E.M.-Grammen, met de snaargalvanometer en kathodestraaloscillograaf opgenomen, verkrijgt als de zelfde actiestroommen met beide instrumenten volkomen gelijktijdig worden geregistreerd. Hiervoor werd zooals in fig. 8 is aangegeven de versterkeruitgang zoowel direct met de afbuigplaatjes van de kathodestraaloscillograaf als ook via een spanningsdeeler met de snaargalvanometer verbonden.

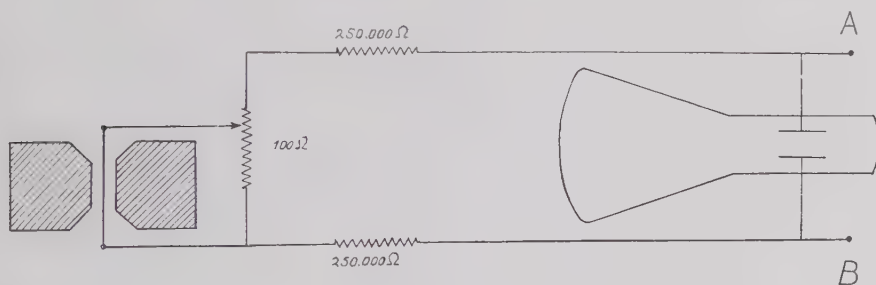


Fig. 8.

Laat men de, op de dynamograaf ontwikkelde, spanning langzaam van nul tot maximaal toenemen, zoo kunnen bij een geringe spanningsontwikkeling enkele grootere golven (o.a.: x, y en x', y') gemakkelijk in het dubbele E.M.G. van fig. 9 worden herkend, waardoor het ook verder in beide curven niet moeilijk is aan te geven welke spannings toppen bij elkaar behooren. De bij vergelijking sterk opvallende verschillen blijken bijna nog grooter te zijn dan de verschillen tusschen de E.M.Grammen, opgenomen met een slappe en gespannen snaar (fig. 7). In tegenstelling met het snaargalvanometerbeeld (1A en 2A) blijkt in het kathodestraaloscillogram (1B en 2B) geen enkele groote golf volkomen vrij van „Nebenzacken" te zijn. Bovendien blijkt uit vergelijking van de golven a en b met de golven a' en b' dat in het snaargalvanometerbeeld de amplitudo van golf b grooter is dan die van golf a, terwijl in het kathodestraalbeeld juist het omgekeerde het geval is. Bij nauwkeurige beschouwing van dit laatste blijkt dat juist de zeer snel stijgende golven — de hoogste frequenties — te

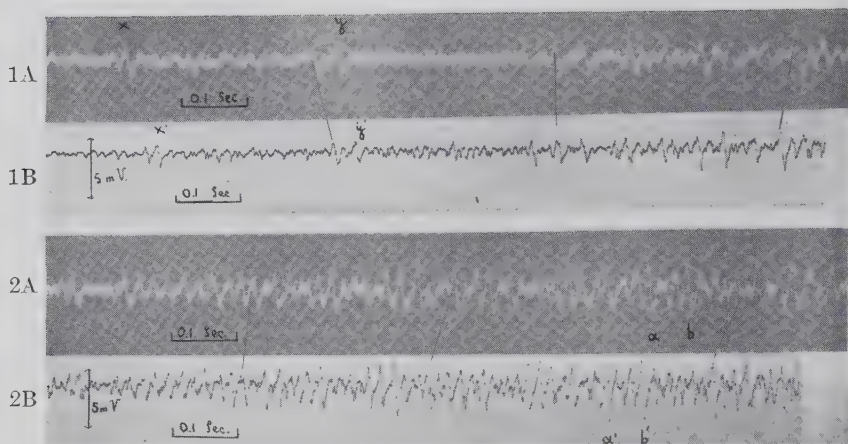


Fig. 9.

klein in het snaargalvanometerbeeld worden weergegeven, hetgeen dus aan een nog te ongunstige frequentiekarakteristiek van de strak gespannen snaar moet worden toegeschreven, waardoor de kleine hoogfrequente „Nebenzacken” vaak in het geheel niet meer worden geregistreerd.

Conclusie.

Een vergelijkend onderzoek der hulpmiddelen leert dat voor een fijnere analyse van het E.M.G., waarbij men physiologische conclusies trekt uit het meer of minder „glad” zijn van de curven, de snaargalvanometerbeelden absoluut onbetrouwbaar zijn, en men voor een dergelijke analyse bij voorkeur E.M.Grammen, welke met een kathodestraaloscillograaf zijn opgenomen, dient te gebruiken.

HOOFDSTUK III.

OVER DE DIRECTE BETEEKENIS VAN DE SYMPATHISCHE IMPULSEN BIJ HET TOT STAND KOMEN VAN EEN E.M.G.

De in het literatuuroverzicht besproken opvatting van ADRIAN, volgens welke het E.M.G. van een actieve spier bepaald wordt door de electriche verschijnselen van de actieve motor-units, houdt in dat, voor het al of niet optreden van de spieractiestroomën, in de eerste plaats de activiteit van de voorhoornzellen verantwoordelijk is te stellen. Hoewel men tegenwoordig geen enkele reden meer heeft om aan deze stelling te twijfelen, is, gezien de onderzoekingen van de Bernerschool, het toch nog wel een probleem of, buiten de activiteit van deze cellen om, ook nog andere ganglioncellen impulsen naar de dwarsgestreepte spieren kunnen uitzenden, waarvan het effect zich op directe wijze in het E.M.G. zou kunnen manifesteren.

De proefresultaten van NOTTER ⁽⁶¹⁾ schenen mij het meest toegankelijk voor een verdere analyse en bovendien het duidelijkst. Immers, waren zijn waarneming en interpretatie juist, zoo zou het door hem waargenomen myogram zeker niet enkel als een gevolg van door de voorhoornzellen uitgezonden impulsreeksen tot stand gekomen kunnen zijn. Bij een herhaling van de proeven van NOTTER dient men zich echter terdege af te vragen in hoeverre hierbij kans bestaat op registratie van electriche verschijnselen welke niet op de plaats van afleiding zijn ontstaan. NOTTER prikkelde de n.ischiadicus van een intacte achterpoot van een kikker o.a. met een inductorium en meende dan van de andere poot nog actiestroomën te kunnen afleiden als deze, na een doorsnijding van de wortels van de plexus lumbalis, zoodanig was verlamd, dat sympathische impulsen via de rami communicantes de spieren nog wel konden bereiken. Aan een dergelijke uitvoering van deze proef is echter het bezwaar verbonden dat de spiercontractie door electriche prikkeling wordt opgewekt. Eigen ervaringen over registratie van actiestroomën, door electriche prikkeling opgewekt, strookten met die van LINDHARD ⁽⁴⁷⁾ e.a. welke leerden dat ondanks zorgvuldige afscherming, altijd nog, via de weefsels van het praeparaat, zooveel van de prikkel op de afleidingsectroden overlekt,

dat naderhand in een curve vaak moeilijk is te zeggen of men met een prikkel- dan wel met een actie-stroom te maken heeft. Bij al mijn herhalingsproeven werd de prikkel daarom op de andere wijze, zooals NOTTER in een tweede serie proeven heeft aangegeven, opgewekt. Een druppel van een zwavelzuuroplossing werd met een penseeltje op de intacte poot gebracht, welke druppel nadat reactie was opgetreden en eventuele registratie was geschied, direct door een overvloed van een bicarbonaatoplossing werd afgespoeld; deze laatste oplossing werd vervolgens weer door water verwijderd.

Bij de aanvang van de proeven vreesde ik dat de kikkerhuid door de betrekkelijk sterke zwavelzuuroplossing van 2% spoedig zou worden aangetast, waardoor bij herhaling van de proef kans zou kunnen bestaan dat de sensibele eindorgaantjes van de huid niet meer voldoende geprikkeld zouden kunnen worden. Daarom werd eerst bij volkomen intacte kikkers nagegaan of misschien bij een geringere concentratie de afwisch-reflex nog met volkomen zekerheid is op te wekken. Deze voorproefjes leerden echter dat, wanneer men regelmatig een duidelijke reactie wil verkrijgen, waarbij meebewegingen van romp en voorste extremiteiten binnen vijf seconden na prikkeling zoowel bij gedecapiteerde als bij volledig intacte kikkers optreden, hiervoor de noodzakelijke concentratie van de zwavelzuuroplossing toch minstens 2% moet bedragen; dezelfde concentratie dus welke ook NOTTER heeft toegepast. Zooals van deze Türksche proef is beschreven, bleek ook mij, dat wanneer meebewegingen in romp en voorste extremiteiten optreden, deze nog eerder in de andere achterpoot zijn waar te nemen. Als een duidelijke reactie kon worden vastgesteld, achtte ik het bijgevolg gewettigd bij meebewegingen van de romp ook van de betrokken voorhoornzellen der spieren van de verlamde poot een impulsuitzending te veronderstellen.

Daar het bij de proeven van NOTTER alleen maar van belang was of in de spieren van de verlamde poot nog actiestroomen waren aan te toonen, was het in de meeste gevallen niet noodzakelijk hiervan een opname te maken, maar kon meestal met acustische contrôle worden volstaan, waarvoor de luidsprekerversterker op maximale gevoeligheid werd ingesteld.

Twee blank geschuurde, met emaille geïsoleerde, koperdraadjes deden dienst als afleidingselectroden, welke dwars door de kuitspieren van de te onderzoeken poot werden geregen.

Om, de absolute zekerheid te hebben, dat eventuele actiestroomen der onderzochte spieren in elk geval met de bestaande techniek konden worden aangetoond, werd, voordat de wortels van de plexus lumbalis

werden doorsneden, eerst eenige malen een contrôleproef uitgevoerd. Een duidelijke reactie van de nog niet verlamde poot liet in de luidspreker een krakend roffelgeluid hooren, hetgeen eenige overeenkomst vertoonde met het geluid, dat mij van de eerste luidsprekercontrôleproeven over het E.M.G. der menschelijke armspieren bekend was.

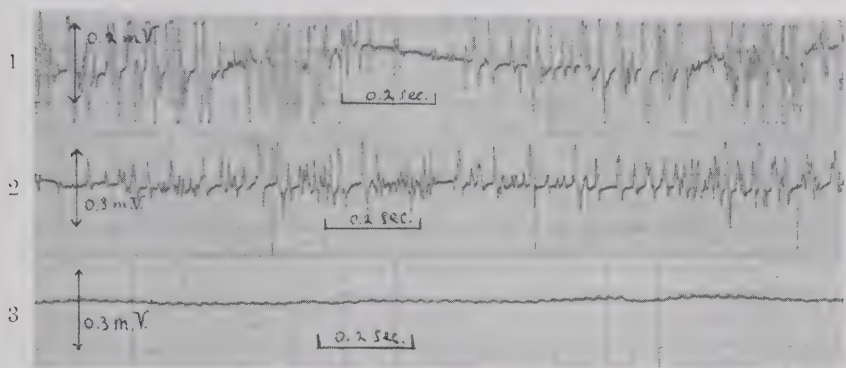


Fig. 10.

Het E.M.G. van een zwak positieve reactie wordt door curve no. 1 van fig. 10 weergegeven. Duidelijk is aan de afgeplatte toppen der gelijk- en maximaal groote golven te zien, hoe bij deze groote versterkingsgraad overbelasting van de versterker is opgetreden. Door de versterkingsgraad te reduceeren kon pas de juiste vorm van dit myogram in curve no. 2 worden vastgelegd. Curve no. 3 geeft een contrôleopname weer van het object als dit niet werd geprikkeld en volkomen rustig was. Geen enkele uitslag waarvoor actiestroommen verantwoordelijk zijn te stellen is in deze curve zichtbaar. De in deze curve juist waarneembare regelmatige uitslagen zijn toe te schrijven aan een inductieve invloed van het wisselstroomnet, welke hier wel vrij groot was maar toch geen aanleiding tot verwarring kon geven.

NOTTER geeft aan dat hij, bij de operatie uitgaande van de rug, volgens ACKERMANN alle gemengde wortels van de plexus lumbalis vlak bij het uittreden in de foramina intervertebralia heeft doorsneden. Daar ik van deze methode in de literatuur geen nadere gegevens terug heb kunnen vinden, moge een beschrijving van de, bij mijn proeven gebruikte, operatietechniek hier nader volgen. Onder lichte aethernarcose werd bij de kikker de buikwand van lies tot okselholte lateraal geopend. Om bij het verdere opereeren geen last te hebben van de buikinhoud, werd het dier met het operatieplankje een kwart slag om de lengte-as gekanteld, waardoor de ingewanden in de, door

de voorste buikwand gevormde zak kwamen te liggen. Na opening van de retroperitoneale ruimte en naar voren halen van de nier zijn de plexustakken tot aan de wervelkolom te vervolgen en hun verbindingen met de grensstreng onder de loupe duidelijk zichtbaar, zoodat doorsnijding van de eerste met behoud van de laatste, zooals in fig. 13 schematisch is voorgesteld, geen bezwaar oplevert. Door na de doorsnijding het dier weer in de horizontale houding terug te brengen kon de wand van de buikholte weer worden gehecht. Na afloop van elke proef werd door obductie het slagen der operatie gecontroleerd.

Om een eventueele shock-toestand tot een minimum te beperken, werd het dier na de operatie eerst 24 uur op een koele plaats met rust gelaten, waarna de volgende dag, alvorens tot prikkeling werd overgegaan, de kikker eerst weer op kamertemperatuur werd gebracht.

Evenals daags tevoren werd dan de intacte poot weer met een 2% zwavelzuuroplossing geprikkeld. De algemeene reflexprikkelbaarheid bleek zonder uitzondering, door een even krachtig optreden van de meebewegingen in romp en voorste extremiteiten, door de operatieve ingreep niet te zijn verminderd. De niet geprikkelde poot echter vertoonde geen enkele reflectorische beweging en wat voor de proef het allerbelangrijkste was: nóch met de luidspreker nóch met de kathodestraaloscillograaf kon van deze cerebro-spinaal gedenerveerde poot, in tegenstelling met de aangifte van NOTTER, een spoor van actiestroomen worden waargenomen. Deze prikkelproef werd bij elk van de acht onderzochte kikkers minstens vijf à tien keer herhaald, telkens met hetzelfde negatieve resultaat: bij registratie werd steeds dezelfde rechte lijn gevonden als die welke in de contrôleopname van het ongeprikkelde object in curve no. 3 van fig. 10 staat afgebeeld.

E.M.Grammen welke eenigszins geleken op die van NOTTER konden slechts in twee gevallen worden waargenomen. Het eerste geval betrof een betrekkelijk sterke reactie, fig. 11, waarbij echter meebewegingen der teenen van de „verlamde” poot werden waargenomen, zoodat aan de volledigheid der spinale verlamming moest worden getwijfeld.



Fig. 11.

Dat de waargenomen actiestroomen hierdoor werden veroorzaakt werd zeer waarschijnlijk, toen bleek dat de roffelgeluiden van de luidspreker alleen synchroon met de bewegingen der teenen vastgesteld

konden worden. Obductie bevestigde bovendien dat één van de worteltakken bij de foramina intervertebralia inderdaad niet volledig was doorsneden.

Bij het tweede praeparaat dat ook afweek van het door mij gewoonlijk waargenomen actiestroomlooze denervatiebeeld waren slechts heel zwak typische actiestroompjes waar te nemen.

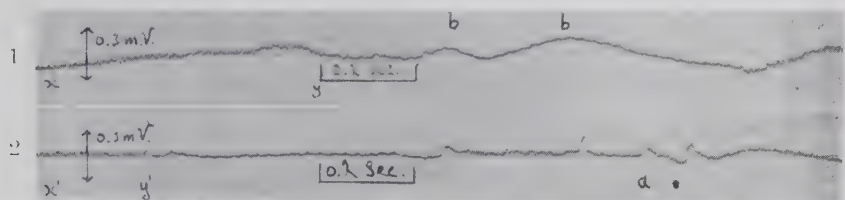


Fig. 12.

Na denervatie zouden volgens NOTTER de actiestroommen alleen dan op de plaats van afleiding hun oorsprong hebben, als door een er op volgende volledige doorsnijding van de n.ischiadicus deze actiestroommen tot verdwijning waren te brengen. Mocht evenwel toch blijken dat dit niet het geval is, zoo moeten volgens hem de geregistreerde potentialen beschouwd worden als stroomlissen van actiestroommen, welke elders in het lichaam zijn ontstaan. De periphere doorsnijding van de n.ischiadicus kon in enkele minuten aan het bovenbeen van de verlamde poot worden uitgevoerd, zoodat de afleidingselectroden precies dezelfde stand konden behouden, waardoor zelfs de mogelijkheid van een naderhand minder gunstige afleiding van dergelijke stroomlissen werd uitgesloten. Ondanks doorsnijding laat curve no. 2 van fig. 12 echter duidelijk zien dat dezelfde stroompjes (vgl. x-y en x'-y') als van curve no. 1 van fig. 12 nog met dezelfde amplitudo zijn geregistreerd. In de luidspreker was bovendien duidelijk te hooren dat deze actiestroompjes synchroon met de afwischbewegingen van de direct geprikkelde intacte achterpoot optraden, zoodat dus in dit geval het waargenomen electriche verschijnsel niet op de plaats van afleiding is ontstaan.

De vorm van deze potentialen is wel karakteristiek voor actiestroommen en deze laatste kunnen dan ook in geen geval worden verward met uitslagen op het fluoresceerende scherm welke een gevolg zijn van geringe elektrodenverschuivingen in het weefsel. Deze verschuivingen treden gemakkelijk op bij zeer heftige reacties van romp en niet gedenerveerde extremiteiten, waarbij mechanische trillingen op de verlamde poot worden overgebracht. Zelfs door een zoo stevig

mogelijke fixatie van de verlamde poot op de onderlaag waren deze kunstproducten nooit geheel zeker te vermijden. De vorm van deze stoornissen echter wisselt van enkele, bijna rechthoekig verloopende stroomstooten (a van curve no. 2 fig. 12) tot die van een zeer langzaam verlopend karakter (b van curve no. 1 fig. 12). Een voldoende onderscheiding van het veel frequentere, polyphasische actiestroombeeld is zoo door het verschil in vorm wel gewaarborgd.

Discussie.

De resultaten van mijn, hierboven medegedeelde proeven, blijken dus in volkomen tegenspraak te zijn met de uitkomsten zooals NOTTER die in zijn publicatie heeft vermeld. Mijn experimenten toonen duidelijk aan dat in spieren, waarvan alleen de sympathische innervatie intact is, geen actiestroomen meer zijn af te leiden. Deze uitkomsten zijn dus in overeenstemming met de resultaten der proeven welke door FUJITA ⁽³⁹⁾ op het diaphragma van het konijn werden verricht.

Een afdoende verklaring van deze tegenspraak met de proefuitkomsten van NOTTER is moeilijk te geven tenzij NOTTER's publicatie ⁽⁶¹⁾ geen drukfout bevat. Op blz. 349 11^e en 12^e regel van boven staat namelijk: „nach Durchschneidung des Nervus Ischiadicus der linken Seite.” In verband met de bedoeling van deze proeven zooals die staat vermeld op blz. 344 moet dit zeker „rechten Seite” zijn. Mocht NOTTER evenwel om de één of andere reden inderdaad bij de contrôleproeven de n.ischiadicus toch aan de niet verlamde zijde (links) hebben doorsneden dan wordt hierdoor natuurlijk elke reflectorische reactie op de onderdompeling in zwavelzuur uitgesloten en is hierdoor deze doorsnijding als contrôle volkomen waardeloos. In mijn proeven heb ik dan ook aangenomen dat hier een drukfout aanwezig was en de m.i. rationeele doorsnijding aan de verlamde kant als contrôle gebruikt, waardoor onder verder volkomen gelijke omstandigheden de elektrische reacties werden vergeleken van spieren eerst met alleen sympathische- en later zonder eenige innervatie.

Indien echter NOTTER inderdaad zijn proeven op de, op blz. 349 van zijn publicatie, vermelde wijze heeft uitgevoerd bestaat de mogelijkheid dat zijn resultaten op de volgende manier tot stand zijn gekomen. NOTTER prikkelde de intacte linkerpoot met zuur door deze in een bekerglaasje gedoopt te houden, waarin de 2% zwavelzuuroplossing kon toe- en afstroomen. In dit glaasje bevond zich, waarschijnlijk met het oog op de stabiele werking van de versterker, ook een geaarde zilverdraad.

NOTTER geeft aan dat deze aarding en die van de versterker door

dezelfde waterleiding tot stand werd gebracht. Bij de door hem gebruikte weerstandversterker staat één der afleidingselectroden direct met de aarde in verbinding. Uit de combinatie van deze twee mededeelingen volgt dus dat de situatie bij NOTTER's proeven schematisch door fig. 13 kan worden weergegeven.

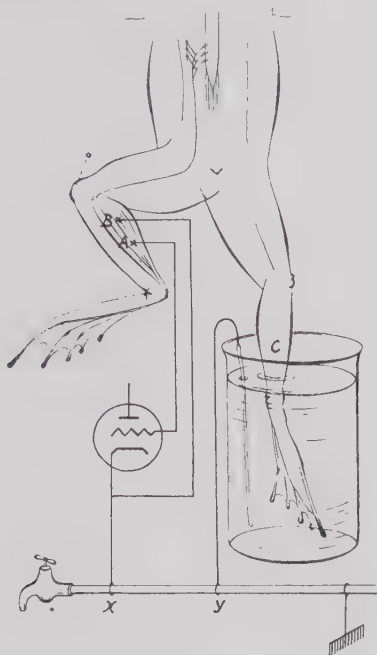


Fig. 13.

Door de geleidende verbinding x-y registreert NOTTER via de waterleiding bijgevolg niet alleen wat zich tusschen de punten A en B van de rechterkuitspieren afspeelt, maar bovendien alle electrische verschijnselen tusschen A en C wat dus wil zeggen dat zijn methodiek ook elke activiteit van de normaal geïnnerveerde linkerpoot moet aangeven, welke poot bij deze proeven natuurlijk zeer actief is en door fixatie van het bovenbeen toch nooit uit de prikkelvloestof kan worden opgetrokken.

Op deze wijze kan worden verklaard, dat NOTTER, bij afleiding van alleen sympathisch geïnnerveerde spieren toch electrische verschijnselen van de vorm van zeer zwakke actiestroomen kon waarnemen gedurende reflectorische activiteit van de rest van het lichaam. In een hierop volgende „contrôleproef” waarbij de n.ischiadicus aan de niet verlamde zijde werd doorsneden moesten natuurlijk ook deze

electrische verschijnselen verdwijnen omdat dan iedere reflectorische activiteit ontbrak en er dus ook via de afleiding A-C niets meer was te registreren.

Is het dus mogelijk dat deze dubbele kunstfout de resultaten van NOTTER kan verklaren, onduidelijk is ook de wijze waarop NOTTER zijn operaties heeft verricht en of hij hiervan de resultaten door obductie heeft gecontrôleerd. De ervaring welke bij de curve van fig. 11 werd opgedaan leert hoe gemakkelijk een dergelijke operatiefout kan worden gemaakt, vooral als van de rug uit wordt geopereerd, waarbij men zeker niet zoo'n goed overzicht van het operatieveld verkrijgt als bij de hier aangegeven methode waarbij vanuit de laterale kant der buikzijde de retroperitoneale ruimte wordt benaderd.

Juist deze groote kans op het maken van fouten is de reden waarom aan het bestaan van actiestroomen, welke door sympathische impulsen in de spier zouden zijn opgewekt, zeer sterk moet worden getwijfeld. Voor de onderstelling, dat als een direct gevolg van sympathische impulsen in de dwarsgestreepte spieren actiestroomen kunnen optreden, kan geen enkele reden worden aangevoerd. Hiermee is natuurlijk niet gezegd, dat via de rami communicantes de spier geen impulsen zouden kunnen toevloeien welke op een of andere *indirecte* wijze een rol zouden kunnen spelen bij het tot stand komen van de spieractiestroomen. De activiteit van de voorhoornzellen is hiervoor echter een *conditio sine qua non*.

Samenvatting.

De opvatting van NOTTER om impulsen, komende van de sympathische ganglioncellen, bij het ontstaan van het E.M.G. een soortgelijke rol toe te kennen als de impulsen welke de spier vanuit de voorhoornzellen toevloeien, wordt aan een kritiek onderworpen.

In de eerste plaats werden bij hetzelfde proefdier (kikker) de proeven van NOTTER herhaald, waarbij echter een meer betrouwbare operatietechniek werd gevolgd, zoodat een cerebrospinale verlamming der onderzochte spieren volledig kon worden gegarandeerd. Uit dit onderzoek blijkt dat in dergelijke spieren, waarvan dus alleen de sympathische innervatie via de rami communicantes intact is gelaten, geen actiestroomen meer kunnen worden aangetoond.

In de discussie wordt er bovendien op gewezen dat bij de proefopstelling van NOTTER gemakkelijk kunstproducten geregistreerd kunnen worden, welke de indruk vestigen actiestroomen van de onderzochte spieren te zijn.

Met zekerheid kan een *directe* betekenis der sympathische impulsen voor het tot stand komen van het E.M.G. worden ontkend.

HOOFDSTUK IV.

IS HET GERECHTVAARDIGD EEN SYNCHRONISATIE- TENDENZ AAN TE NEMEN TER VERKLARING VAN HET „PIPER-RYTHME”?

A. 1. OVER HET VOORKOMEN VAN A-GOLVEN IN HET WILLEKEURIG E.M.G. VAN VOLWASSENEN.

Zooals reeds in het literatuuroverzicht werd opgemerkt vormt het optreden van de grootere potentiaalschommelingen, welke zich van de kleinere door een bepaalde frequentie onderscheiden, één van de meest markante eigenschappen van het E.M.G. In het algemeen zouden deze golven pas bij sterkere contracties kunnen worden vastgesteld. De door deze voorwaarde en eigenschap gekenmerkte potentiaalschommelingen worden als A-golven betiteld en zouden in tegenstelling met de kleinere spanningswisselingen vaak volkomen glad van vorm zijn. Op blz. 44 e.v. is reeds uiteengezet dat de gladde golven, welke door registratie met behulp van een snaargalvanometer zijn verkregen, bij massalooze registratie vrijwel nooit glad van vorm zijn, zoodat men mag aannemen dat het gladde beeld der curve meestal een kunstproduct is, dat door de massa van het gebruikte registratie-instrument wordt veroorzaakt. Niettegenstaande aldus in de kathodestraalopnamen de grootere golven van het E.M.G. steeds zijn bezet met talrijke „Nebenzacken”, maken deze golven in de curven van fig. 9 toch de indruk kenschetsend te zijn voor het E.M.G.

Om het bestaan van de A-golven nader te kunnen bevestigen dient het E.M.G. zoodanig te worden geregistreerd dat grootere golven uit het curvenmateriaal kunnen worden opgezocht en dat behalve de amplitudo, ook de frequentie kan worden bepaald. Op deze wijze kan dan tevens worden opgegeven welke variatie in frequentie deze A-golven van de gevonden en van de in de literatuur genoemde, gemiddelde frequentie van ± 50 per seconde, vertoonen.

Daar bij dit onderzoek toch steeds een of andere mechanisch ontwikkelde spierspanning moest worden geproduceerd, kon dit onderzoek heel goed worden gecombineerd met dat, ingesteld ter beantwoording van de vraag of het optreden der A-golven, eventueel

de A-golffrequentie, aan een bepaalde contractie-intensiteit gebonden is.

Daar bij deze proeven spiercontracties van een voorgeschreven sterkte noodzakelijk waren en soms de spanning bovendien gedurende eenige tijd constant moest worden ontwikkeld, sprak het vanzelf dat dit onderzoek slechts bij menschen kon worden verricht. De m. biceps leek mij voor dit onderzoek een zeer geschikt studieobject. Bij de uitvoering der proeven liet ik, in een vrijwel horizontaal vlak, de boven- en onderarm van de proefpersoon met elkaar een hoek maken van 90° . De onderarm rustte in een van boven opengebogen armsteun, waarvan het draaipunt samenviel met de as van het ellebooggewricht.

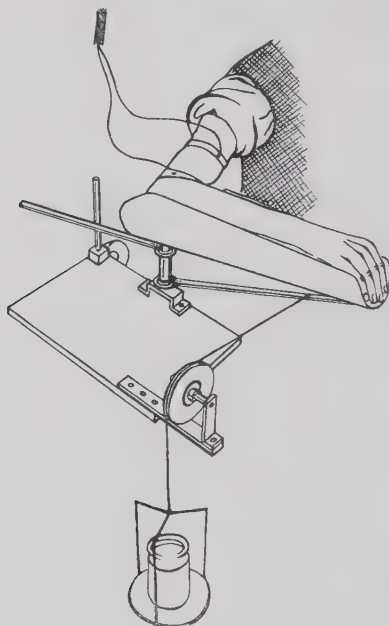


Fig. 14.

Op een afstand van 25 cM. vanaf het draaipunt van de armsteun was via een katrol een schaalteje opgehangen, waarop diverse gewichten geplaatst konden worden. De opstelling was zoodanig, dat het aangehangen gewicht de arm trachtte recht te trekken, hetgeen door een in de m.biceps ontwikkelde spanning moest worden voorkomen. Aangenomen kon dus worden dat de gewichten een maat vormden voor de in de m.biceps ontwikkelde spanning, als er tenminste bij de proef op werd gelet dat de onderarm zich steeds in dezelfde pronatie-stand bevond.

Om, met het oog op uitwendige electriche stoorvelden, de objectweerstand zoo gering mogelijk te doen zijn, werd eerst de bovenarm

met warm water en zeep goed gewassen, vervolgens werd op de in de fig. 14 aangegeven afleidingsplaatsen wat Eigapasta aangebracht, waarop twee kleine plaatjes van Berlijnsch zilver van $1\frac{1}{2} \times 2\frac{1}{2}$ cM. door middel van niet te strak gespannen rubberbanden om de arm werden gefixeerd. Alvorens tot een opname over te gaan werd eerst gecontroleerd of de proefpersoon goed rustig zat, zoodat in de evenwichtsstand zonder belasting geen actiestroom van de arm waren af te leiden. Vervolgens werd na aanbrenging van de gewenschte belasting het gewicht door de proefpersoon over een kleine afstand van de onderlaag opgelicht en deze houding enkele seconden gefixeerd, waarbij er voor gezorgd werd de actiestroomregistratie te verrichten vóór er kans bestond op het optreden van vermoeienis. Daar, zooals we direct zullen zien, bleek dat de amplitudo van de golven bij stijgende belasting toeneemt, moest, om overbelasting van de versterker te voorkomen, de versterkingsgraad steeds tijdens de proeven worden verminderd.

Van vier personen werd zoo van de zwakste tot de sterkste belasting bij iedere spanningsontwikkeling een E.M.G. opgenomen, waarvan een serie met de hierbij behorende belastingen door de curven van fig. 15 wordt weergegeven.

Bij het beschouwen van deze gecompliceerde beelden valt in de eerste plaats op dat in de eerste vijf curven, welke zijn opgenomen met dezelfde versterkingsgraad, de amplitudo in het algemeen bij stijgende belasting toeneemt. Deze toename zet zich ook in de laatste drie curven voort, mits men in aanmerking neemt dat de versterkingsgraad bij de curve no.'s 6 en 7 twee derde en bij curve no. 8 slechts de helft van die van curve no. 5 bedraagt.

Wat de golven zelf betreft, doet zich de vraag voor wat men nu eigenlijk een A-golf moet noemen. Ondanks het feit dat de golven in het kathodestraalbeeld bijna nooit volkomen glad van vorm zijn, zijn de A-golven toch wel duidelijk te herkennen. O.a. liet ik mijn curven door verschillende personen uittellen; het aantal golven, dat ieder op een aangegeven curvegedeelte vond, bleek tenslotte aan geen grootere variatie onderhevig te zijn dan $\pm 5\%$. Om echter over een meer objectief criterium te beschikken, waardoor de A-golven nauwkeurig bepaald kunnen worden, heb ik alle golven, welke een grootere amplitudo hadden dan 60% van die der grootste golf, welke bij een bepaalde constante spanningsontwikkeling in het E.M.G. te vinden was, A-golven genoemd.

Uit een vergelijking van curve no. 5 met no. 8 blijkt dat, wanneer de grootste toppen met dezelfde amplitudo worden geregistreerd,

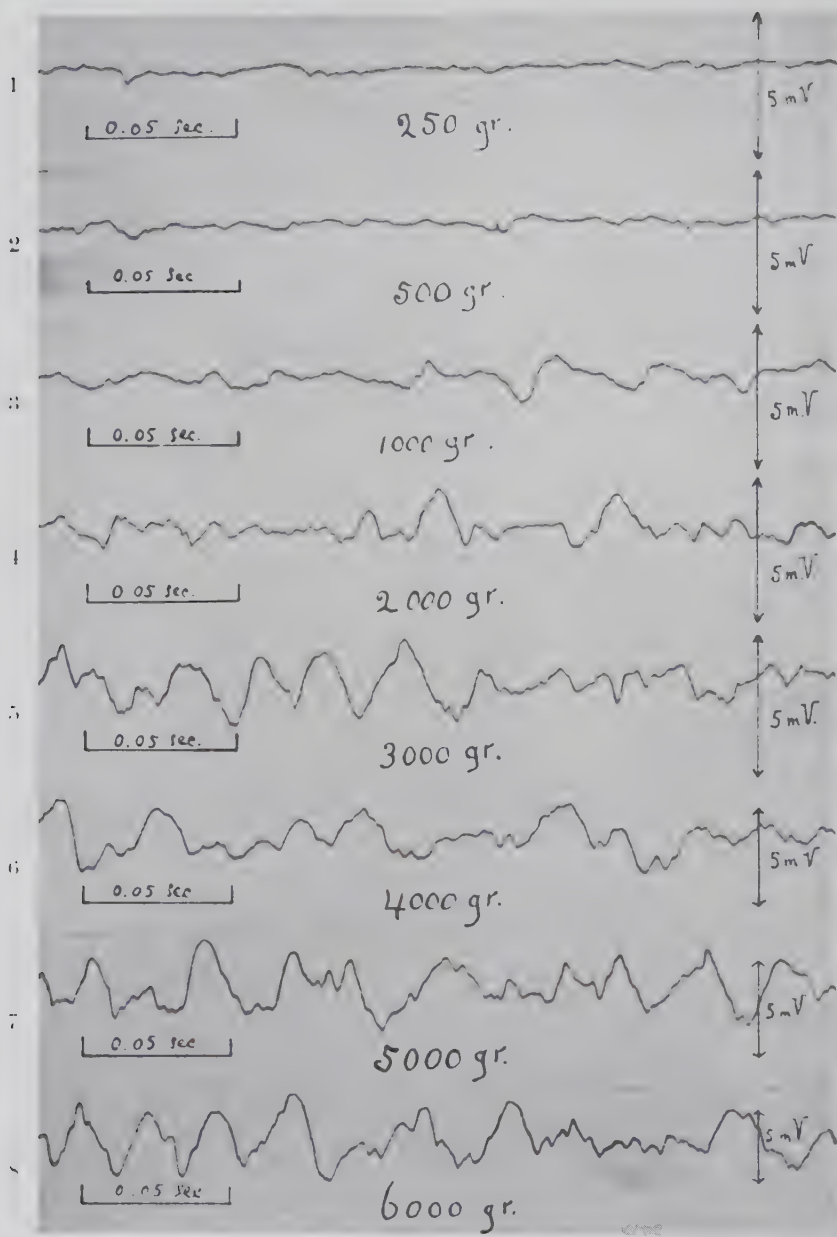


Fig. 15

de A-golven bij 3000 g. belasting zich net zoo duidelijk afteekenen als bij de maximale belasting met 6000 g., iets dat ook bij de curven van de andere proefpersonen steeds kon worden teruggevonden. Dat, zooals door RICHTER wordt aangegeven, de grootste golven optreden

bij submaximale contracties om bij maximale contractie-intensiteit weer te verdwijnen, heb ik bij geen enkele proefpersoon kunnen waarnemen. Bij de zeer geringe contractie-intensiteiten (kleiner dan 1000 g.) zijn in mijn curven de grootere golven minder duidelijk te herkennen. De gemiddelde amplitudo is hierbij evenwel zeer klein, zoodat het mogelijk is dat de golven om deze reden onherkenbaar worden. In elk geval is het niet geoorloofd om bij de geringe spanningen, waarbij ik A-golven kon registreeren, reeds van submaximale contracties te spreken.

A. 2. OVER HET VOORKOMEN VAN A-GOLVEN IN HET REFLECTORISCH E.M.G. VAN DE ZUIGELING.

Zooals reeds op blz. 16 staat vermeld, vond RICHTER bij zuigelingen, waarbij de grijpreflex van ROBINSON werd opgewekt, de A-golven in het E.M.G. der onderarmflexoren als een opeenvolgende reeks van gelijke golven bijzonder duidelijk aanwezig. Naar aanleiding van deze resultaten heb ik, door de vriendelijke medewerking van Professor VAN LOOKEREN CAMPAGNE daartoe in staat gesteld, eveneens een soortgelijk onderzoek verricht.

Van de voor deze reflex in aanmerking komende kinderen, welke alle jonger dan 6 maanden moeten zijn, bleken slechts enkele deze reflex duidelijk te vertoonen. Bij de meeste kinderen was de reflex moeilijk of in het geheel niet aan te toonen. Bij één zuigeling van zes weken kon echter de reflex op de door RICHTER aangegeven wijze worden opgewekt. Deze zuigeling omklemde een in de hand gegeven stokje zoo stevig, dat hij bij het optillen zich gedurende eenige seconden aan het stokje hangende kon houden. Het E.M.G. dat gedurende dit hangen kon worden geregistreerd wordt weergegeven door fig. 16 curve no. 1.

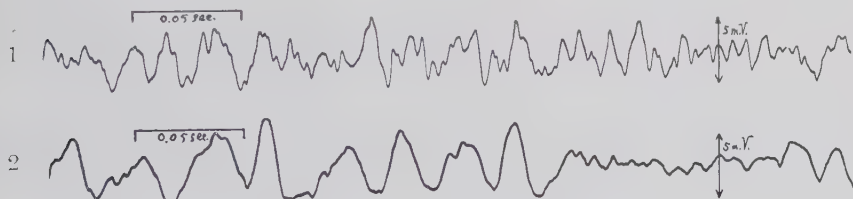


Fig. 16.

Ter vergelijking is in curve no. 2 het E.M.G. van dezelfde spiergroep van een volwassene afgedrukt, dat bij het dragen van een zwaar gewicht (25 k.g.) geregistreerd kon worden. Bij een vergelijking van

deze kathodestraalbeelden is echter weinig van de door RICHTER aangegeven verschillen te bespeuren. Evenmin als dit in het E.M.G. van een volwassene het geval is, is van de A-golven uit het zuigelingen-E.M.G. nòch een opvallend regelmatige opeenvolging nòch een onderling aan elkaar gelijk zijn der amplitudines aantoonbaar. Hoewel ik, evenals RICHTER, de gemiddelde A-golffrequentie bij deze zuigeling wel hooger vond dan bij de volwassene, kon ik bij de verdere analyse van het E.M.G. toch te weinig aanknoopingspunten vinden om aan het E.M.G. van zuigelingen een bijzondere beteekenis toe te kennen.

B. OVER DE FREQUENTIE DER A-GOLVEN.

Toen de vrij karakteristieke A-golven ook in de kathodestraalbeelden waren vastgesteld, kon bij het willekeurig ontwikkelde E.M.G. vervolgens worden nagegaan, welke de frequentieverhoudingen van deze golven waren en in welke mate deze verhoudingen van de belasting afhankelijk zijn.

De frequentie-analyse werd bij vier proefpersonen uitgevoerd.

Door van verschillende, constante belastingen bij iedere belasting het per seconde voorkomende aantal A-golven te tellen, kon de onderstaande tabel worden opgesteld.

Belasting in grammen	A-golf frequentie per seconde			
	A.M.	F.P.	S.D.	J.R.
1000	30	33	31	28
2000	42	45	41	41
3000	34	50	39	45
4000	38	46	45	41
5000	43	48	47	38
6000	45	47	41	42
7000	40	49	—	41

Hoewel bij een geringe belasting van ongeveer 1000 gram, waarbij de A-golven zich min of meer duidelijk beginnen af te tekenen, vaak kan worden waargenomen dat het aantal A-golven nog geringer is dan bij de iets grootere belasting van ongeveer 2000 gram, toch blijkt

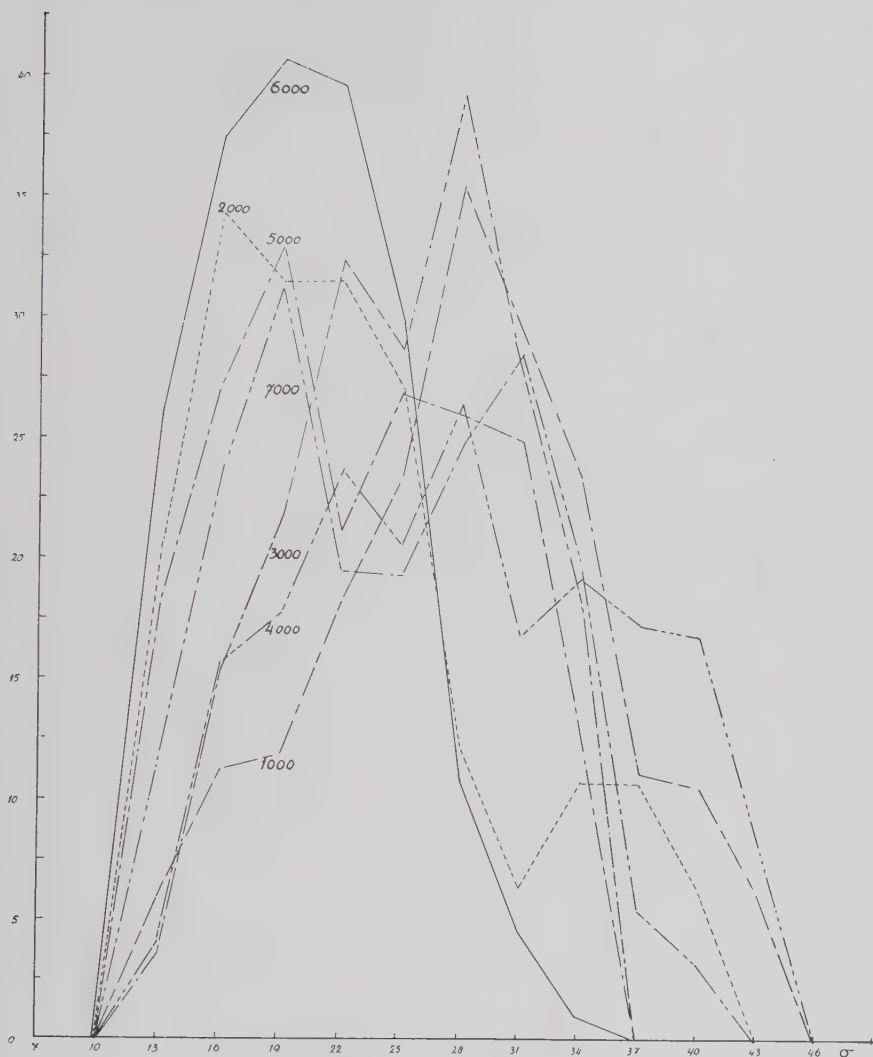


Fig. 17.

uit deze tabel duidelijk dat van een verder evenredig verband met de belasting geen sprake meer kan zijn.

Om een nauwkeuriger beeld van deze frequentie verhoudingen te kunnen verkrijgen, werden bovendien spreidingscurven opgesteld waarin kan worden afgelezen hoe vaak een A-golf van een bepaalde tijdsduur voorkomt bij een constante spanningsontwikkeling. Uit een enkele spreidingscurve blijkt hoe bij een bepaalde belasting de duur van een A-golf nooit constant is, maar dat tusschen de uiterste

varianten van 10—45 sigma alle tusschenliggende waarden kunnen voorkomen. Onderlinge vergelijking van de spreidingscurven, welke bij verschillende belastingen van een proefpersoon werden opgenomen, leert dat de golven van verschillende duur zoowel bij geringe als bij sterke contractie vrijwel even vaak optreden, hetgeen blijkt uit fig. 17 waarin deze curven grootendeels samenvallen.

Hoewel de maxima der afzonderlijke spreidingscurven elkaar niet volkomen dekken, toch blijkt uit fig. 17 voldoende duidelijk dat ook de duur van een A-golf onafhankelijk is van de intensiteit van contractie.

Conclusies:

1. Bij registratie met behulp van de kathodestraaloscillograaf zijn in de E.M.Grammen van willekeurige contracties van de m.biceps van de mensch zoowel bij geringe, bij sterke als bij zeer sterke contracties A-golven waar te nemen. De door RICHTER medegedeelde feiten: *a.*, dat bij volwassenen de A-golven pas bij sub-maximale contracties optreden en *b.*, dat bij zuigelingen in het E.M.G. van de onderarmflexoren, gedurende de reflex van ROBINSON, deze golven steeds opvallend duidelijk zijn, kunnen door het eigen onderzoek niet worden bevestigd.

2. De amplitudines van de A-golven nemen met de door de spier te ontwikkelen spanning toe. Bij zeer zwakke contracties echter is de amplitudo zoo gering dat het beeld onduidelijk wordt en moeilijk is aan te geven in hoeverre nog van A-golven sprake kan zijn.

3. De tijdsverhoudingen van de A-golven kan men nauwkeurig bepalen door bij een constante belasting eerst het aantal A-golven per seconde eenvoudig te tellen en vervolgens in een spreidingscurve samen te vatten hoe vaak elke golf met een bepaalde tijdsduur kan voorkomen. Op deze wijze blijkt *a.* dat bij een constante belasting de A-golffrequentie van ± 30 — ± 50 per seconde kan wisselen, *b.* dat de duur van elke golf kan varieeren van ± 10 — ± 45 sigma, *c.* dat deze verhoudingen onafhankelijk van de intensiteit van contractie zijn.

C. OVER DE BETEKENIS DER A-GOLVEN.

Volgens ADRIAN ⁽⁵⁾ zou uit zijn proeven blijken dat de groote opeenvolgende golven, welke in het neurogram van de intacte n.phrenicus zijn waar te nemen, steeds zijn opgebouwd uit de zenuw-actiestroom van de zelfde ascylinders. Met GASSER en NEWCOMER ⁽⁴⁴⁾ neemt ADRIAN aan dat elke groote top van het electroneurogram met een soortgelijke top van het E.M.G. overeenkomt. Op grond van de

synchrone activiteit der ascylinders meent hij ook uit het, door de A-golven opgebouwde PIPER-rythme van het E.M.G. de impulsfrequentie te mogen afleiden.

Deze conclusie is echter moeilijk in overeenstemming te brengen met hetgeen op de voorgaande bladzijden over het voorkomen van de A-golven is medegedeeld. Hier immers blijkt dat de A-golffrequentie onafhankelijk is van de contractie-intensiteit, terwijl volgens het „principe van ADRIAN” bij een grootere spanningsontwikkeling blijkbaar wel een hiermee evenredig toenemen van de impulsfrequentie is vast te stellen. Op grond van deze overwegingen is het dus zeer de vraag of men de impulsfrequentie wel uit de frequentie der opéén-volgende A-golven mag afleiden.

Derhalve zal ik, in de hierna volgende beschouwingen en proefnemingen, trachten na te gaan in hoeverre de door ADRIAN gegeven verklaring van het PIPER-rythme juist is geweest.

Indien de A-golven zijn ontstaan door het min of meer geordend samenwerken van de ganglioncellen, welke de impulsen voor de spiercontracties uitzenden, zoo is, als de meest voor de hand liggende consequentie, te verwachten dat ontladingen, welke in de motor-units door deze impulsen worden veroorzaakt, eigenschappen bezitten overeenkomende met die welke op bladzijde 60 e.v. bij de A-golven zijn vastgesteld. Bijgevolg zou de ontladingsfrequentie van één motor-unit ongeveer gelijk moeten zijn aan de A-golffrequentie van 30—50 per seconde en zou bovendien gevonden moeten worden dat deze unitfrequentie, evenals de frequentie der A-golven, van de contractie-intensiteit onafhankelijk is.

ADRIAN heeft het evenredig verband tusschen impulsfrequentie en contractie-intensiteit door middel van dierproeven vastgesteld. LINDSLEY ⁽⁵⁴⁾ en SMITH ⁽⁷⁴⁾ deelen mee dat zij dit verband in principe ook voor de dwarsgestreepte spier van de mensch konden aantoonen. Bij de laatste onderzoekers bestaat echter geen overeenstemming omtrent de grootte van de impulsfrequentie bij maximaal sterke contracties: volgens LINDSLEY bedraagt deze 50, volgens SMITH slechts 30 per seconde.

Daar de absolute waarde van deze maximale frequentie in verband met de A-golffrequentie voor het bestaan van een synchronisatietendenz van het allergrootste belang is en de literatuur uiteenlopende waarden opgeeft, heb ik door eigen proeven getracht deze waarde voor de menschelijke m.biceps vast te stellen. Waarschijnlijk zou ik bij dit onderzoek tevens het evenredig verband tusschen de ontladingsfrequentie der motor-units en de intensiteit van contractie al of niet kunnen bevestigen.

De uiteenlopende waarden der maximale ontladingsfrequentie der motor-units van de mensch vinden grootendeels hun oorzaak in het feit, dat men bij de mensch steeds op de studie van de electrische verschijnselen der contractiele elementen blijft aangewezen. Met het, door ADRIAN en BRONK aangegeven concentrische, naaldelectroden-systeem is slechts tot op zekere hoogte het gedrag van een enkele motor-unit te vervolgen, deze onderzoekers wezen, er n.l. zelf reeds op dat het door hun ontworpen model voor het registreeren van een reeks motor-unit ontladingen niet voldoende selectief is.

In principe bestaat dit electrodensysteem uit een injectienaald, waarin zich een met emaille geïsoleerde kerndraad bevindt, welke kern alleen aan het, met de naaldpunt samenvallende einde, vrij van isolatie is, zoodat als dit geheele systeem in de spier wordt gestoken, alleen de weefselpotentialen in de onmiddellijke nabijheid van de naaldpunt worden geregistreerd. Afhankelijk van de histologische verhoudingen in de spier kunnen de electrische verschijnselen van één of meer actieve motor-units, meer of minder duidelijk worden vervolgd. Het spreekt vanzelf dat men getracht heeft de selectiviteit van dit afleidingssysteem te verbeteren. Volgens LINDSLEY zou de meest selectieve afleiding verkregen kunnen worden door een injectienaald te gebruiken waarin twee kerndraden zijn aangebracht, welke de afleiding zouden verzorgen, terwijl de naald zelf alleen voor afscherming en steun dienst zou doen. Het bleek mij echter dat de gevoeligheid van dit type veel minder is, zoodat de geregistreerde potentialen nauwelijks van het lampgeruisch van de versterker zijn te onderscheiden, terwijl de selectiviteit voor de maximale contracties ook niet voldoende is.

Daar, bij deze modificatie, de naald de kans op onderlinge kortsluiting der twee binnenelectroden kan vergrooten, heb ik nog getracht de naald heelemaal weg te laten en te volstaan met twee emaille draden waarvan de isolatie door een kleine messnede, ter grootte van $25\ \mu$ werd onderbroken. Deze twee draden werden met behulp van een rechte chirurgische naald bij een proefpersoon dwars door de m.biceps heen getrokken. Hierbij werd er op gelet, dat de twee onderbrekingen vlak naast elkaar in één en hetzelfde steekkanaal ongeveer midden in de spier terecht kwamen. De wel iets grootere gevoeligheid woog echter niet op tegen de grootere pijnlijkheid van deze methode en de omslachtige steriliteitsvoorzorgen welke door het gebruik van de in te brengen, losslingerende emailledraden absoluut noodzakelijk waren. Bovendien bleek de selectiviteit voor de maximale contracties ook bij deze methode nog steeds onvoldoende te zijn.

De beste resultaten verkreeg ik met een gewone ADRIAN en BRONK electrode waarvan de naald slechts 0,4 mM. en de kerndraad 50 μ dik was, niet zoozeer om de zoo selectieve eigenschappen van deze electrode zelf, als wel om het feit dat men, met het type door de Amerikaansche firma GARCEAU in de handel gebracht, de meest selectief af te leiden unit goed kan opzoeken. Dit systeem heeft het voordeel aan alle kanten te zijn afgeschermd, zoodat men onder luidsprekercontrôle hiermee rustig kan manipuleeren. Bovendien zijn van dit electrodensysteem de verbindingsdraden met de versterker waterdicht in het handvat ondergebracht zoodat het geheele systeem zeer gemakkelijk in kokend water kan worden gesteriliseerd.

Om het inbrengen van de concentrische electrode minder pijnlijk te doen zijn, werd de huid ter plaatse door iontophorese van cocaine ongevoelig gemaakt. Het voordeel van deze door DIJKSTRA⁽²⁹⁾ beschreven methode is daarin gelegen dat op deze wijze wordt voorkomen dat het cocaine in de spier terecht komt en eventueel de spieractiestroom zou kunnen beïnvloeden. (Vgl. DUSSER DE BARENNE⁽³⁰⁾).

Bij de uitvoering der proeven bevond de proefpersoon zich wederom in dezelfde houding zooals is aangegeven in fig. 14 en kon op de zelfde wijze een armbuiging tegen een vooraf bepaalde weerstand worden uitgevoerd. Voor een selectieve afleiding was het van belang, de m.biceps niet te laten supineeren maar de onderarm in geproneerde stand in de armsteun te laten rusten.

De reeds beschreven acustische contrôle bleek ook bij deze proeven zeer gewenscht te zijn. Elke motor-unitontlading n.l. blijkt een, voor zijn ontladingenreeks, karakteristiek timbre te bezitten, waaraan deze unit, mits de elektrodenstand niet wordt gewijzigd, steeds weer is te herkennen. Deze specificiteit bleek zoover te gaan dat ook bij maximale contracties het per luidspreker nog vaak mogelijk is om de activiteit van een enkele unit te vervolgen.

De frequentie van een reeks acustisch waargenomen motor-unitontladingen werd bij de eerste proeven vergeleken met de luidsprekertikken van een overeenkomstig timbre, welke van een geijkte generator, die relaxatietrillingen kon opwekken, afkomstig waren. Voor deze generator kon ik na aparte versterking met succes de „Sweepinrichting” van de kathodestraaloscillograaf gebruiken.

In de eerste plaats werd het verband tusschen ontladingsfrequentie en contractie-intensiteit nagegaan.

Door op de, op blz. 57, aangegeven wijze, uitgaande van een volkomen ontspannen toestand, de m.biceps steeds meer en meer te belasten, kon bij de alleringste spierspanningen meestal nog

geen elektrische activiteit van de motor-units worden waargenomen. Bij een belasting van ± 100 gram zijn echter meestal zooveel motor-units actief, dat ook binnen het afleidingsgebied van de concentrische elektrode ten minste één unit werkzaam wordt. In de meeste gevallen zijn de allereerste ontladingen van een langzame en onregelmatige frequentie, bij een iets grootere spierspanning echter, soms bij een toename van slechts enkele grammen, gaat dit over in een meer regelmatige reeks ontladingen van ongeveer 5 per seconde. Bij verdere belastingtoename is duidelijk een frequentietoename vast te stellen, en kan ook het invallen van andere motor-units worden waargenomen.

Na acustische vergelijking met de geijkte „Sweepfrequentie” bleken bij maximale belasting de unit-frequenties ten hoogste tot ± 30 per seconde te kunnen stijgen. Meestal werden bij maximale spanningsontwikkeling zelfs nog iets lagere waarden gevonden. In elk geval kon, ondanks deze ruwe methode, een frequentie van ± 50 per seconde, zooals LINDSLEY die opgeeft, nooit worden waargenomen. Vergelijken we deze waarnemingen met de gemiddelde frequentiewaarden van de A-golven, zooals die bij het onderzoek op blz. 60 e.v. werden vastgesteld, dan blijken zelfs de maximale unit-ontladingsfrequenties nauwelijks met deze waarden te kloppen. We hebben echter ook gezien dat de A-golffrequentie bij elke belasting sterk kan variëren zoodat, alvorens een oordeel over de synchronisatietendenz kon worden uitgesproken, het noodzakelijk was deze slechte overeenkomst bij één en dezelfde belasting door registratie nauwkeuriger te onderzoeken.

Hoewel we later zullen zien, dat het bij luidspreker-contrôle waargenomen karakteristieke timbre van één enkele motor-unit-ontlading met een bepaalde registreerbare ontladingsvorm overeenkomt, blijkt toch een herkenning hiervan in de geregistreerde curven der maximale contracties vaak zoo moeilijk te zijn, dat dit in de meeste gevallen niet mogelijk is.

Bij de volgende proeven ben ik echter van het standpunt uitgegaan, dat men, wanneer men op grond van de vorm van het E.M.G. een synchronisatietendenz aanneemt, deze tendenz, behalve bij de maximale, tevens bij de middelmatige contracties, welke laatste dezelfde vorm van het E.M.G. bezitten, moet veronderstellen. Ook bij deze contracties dient men dus de opeenvolgende A-golven op te vatten als te zijn ontstaan uit dezelfde motor-unitontladingen.

Door deze praemisse kon aan het technische probleem van de selectiviteit der afleiding in zooverre worden tegemoet gekomen, dat voor onderzoekingen over de synchronisatietendenz vaak met een

unit-registratie bij middelmatige contracties kon worden volstaan.

In de eerste plaats registreerde ik bij een constante belasting zoowel de A-golven met plaatelectroden als de motor-unitontladingen met de concentrische electrode. Door middel van een wipschakelaar was ik in staat gedurende een contractie snel van het eene op het andere electrodensysteem over te schakelen.

De curven welke op deze wijze werden verkregen zijn samengevat in fig. 18. De curven, no.'s 1 en 2, zijn vlak na elkaar opgenomen gedurende een constante belasting van 3000 gram, evenzoo no.'s 3 en 4 bij

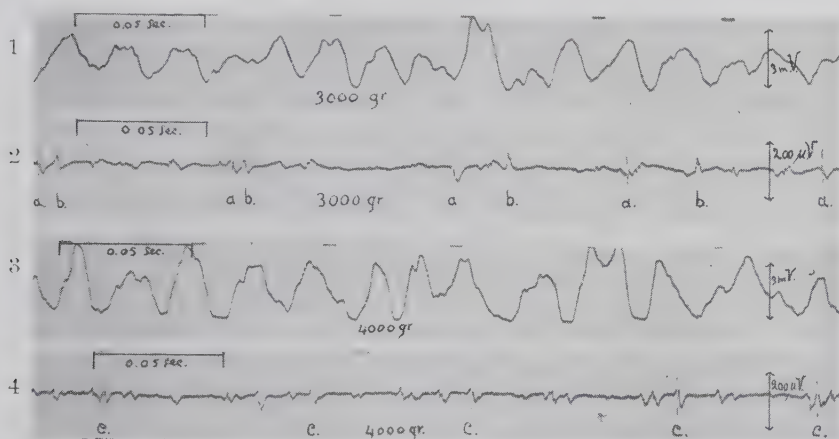


Fig. 18.

een belasting van 4000 gram. De curven, no.'s 1 en 3, werden met plaat-electroden opgenomen welke zich bij beide belastingen op dezelfde plaats der bovenarm bevonden zooals in fig. 14 is aangegeven. Daarentegen werd bij de, met de concentrische electrode opgenomen curven, no.'s 2 en 4, deze electrode bij elke opname opnieuw in een andere spierpartij gestoken, zoodat door deze maatregel de kans op een bijzonder gedrag van een bepaald gedeelte van de spier kon worden verminderd.

Mede op grond van de regelmaat van elke reeks van motor-unit-ontladingen is in curve no. 2 duidelijk de activiteit van twee motor-units a en b waar te nemen, in curve no. 4 is dit met zekerheid alleen van unit c vast te stellen. Vergelijkt men curve no. 1 met no. 2 en curve no. 3 met no. 4 dan blijkt duidelijk dat bij deze middelmatig sterke contracties de frequentie van de A-golven veel grooter is dan die van de motor-unitontladingen. In de tijd waarmee twee motor-unitontladingen van dezelfde reeks elkaar opvolgen blijken zich ten minste twee of drie

A-golven te kunnen ontwikkelen. Deze curven zijn dus in goede overeenstemming met hetgeen ik bij mijn luidsprekerproeven omtrent de motor-unitfrequentie bij maximale contracties heb kunnen waarnemen. Ook daar was deze frequentie altijd lager dan de A-golf-frequentie, welke ik bij het hieraan voorafgaande onderzoek heb kunnen vaststellen.

Daar ik bij een enkele uitvoering van de laatste proef mij goed bewust was, dat registratie van een motor-unit met een toevallig zeer langzame ontladingsfrequentie niet was uit te sluiten, heb ik bij verschillende proefpersonen deze proef eenige malen herhaald.

Bij deze herhalingsproeven kon, door toepassing van het schakelschema van fig. 19, de methode belangrijk worden verbeterd. Door deze schakeling werd het n.l. mogelijk de motor-unitontladingen volkomen gelijktijdig met de A-golven in één en dezelfde „mengcurve” vast te leggen.

Als de wipschakelaar tusschen R en M was kortgesloten verzorgde het concentrische electrodensysteem (N + K) op de gewone wijze de afleiding van de motor-unitontladingen. De mantel (N) stond door de potentiometer ((P + L) = 500.000 Ohm) in verbinding met de

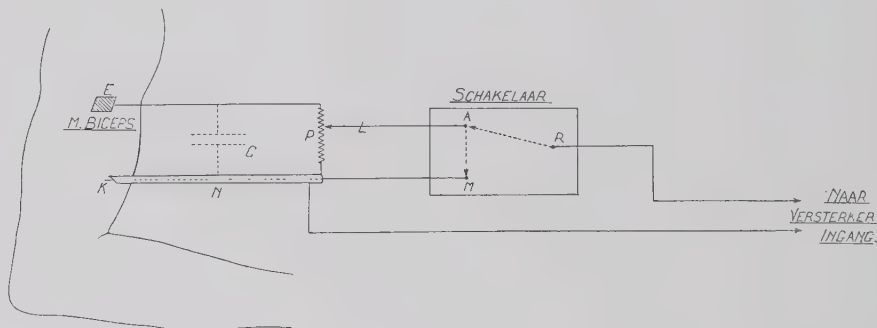


Fig. 19.

plaattelectrode (E) zoodat, als de schakelaar op A en R stond, alleen de A-golven werden geregistreerd en wel met des te kleinere amplitudo naar mate de potentiometerarm (L) meer naar N was teruggedraaid. Door deze potentiometer was het dus mogelijk de A-golven zonder overbelasting van de versterker te registreeren als deze laatste voor de registratie van de motor-unitontladingen op maximale gevoeligheid was ingesteld. Was eenmaal de juiste stand van de potentiometerarm gevonden dan werd ook nog een kortsluiting tusschen A en M aangebracht, waardoor de drie punten A, M en R met elkaar in verbinding

kwamen te staan en een gelijktijdige menging van de in amplitudo gereduceerde A-golven met de motor-unitontladingen tot stand kon worden gebracht. Bij registratie kon op deze wijze een E.M.G. worden verkregen waarbij, op of tusschen de A-golven in, de activiteit van één motor-unit was gesuperponeerd. Om mengcurven te verkrijgen waarop dit werkelijk goed zichtbaar was, moest de potentiometerarm L met eenige zorg worden ingesteld. In het begin werd door probeeren nagegaan welke potentiometerstand de beste curven kon garandeeren. Naderhand bleek luidsprekercontrôle hier weer goede diensten te kunnen bewijzen: was namelijk eenmaal de juiste amplitudo-verhouding van A-golf tot motor-unitontlading gevonden en acustisch gecontroleerd, dan bleek het resulterende klankbeeld betrekkelijk karakteristiek te zijn, zoodat bij volgende opnamen op het gehoor de potentiometerarm reeds grof kon worden ingesteld.

Daar zorg gedragen moest worden dat geen motor-unitontladingen werden geregistreerd waarbij reeds een impulsvermoeidheid (vgl. blz. 89) was opgetreden, werd na elke opname gedurende een minuut per luidspreker de motor-unit op de regelmaat van ontlasting gecontroleerd.

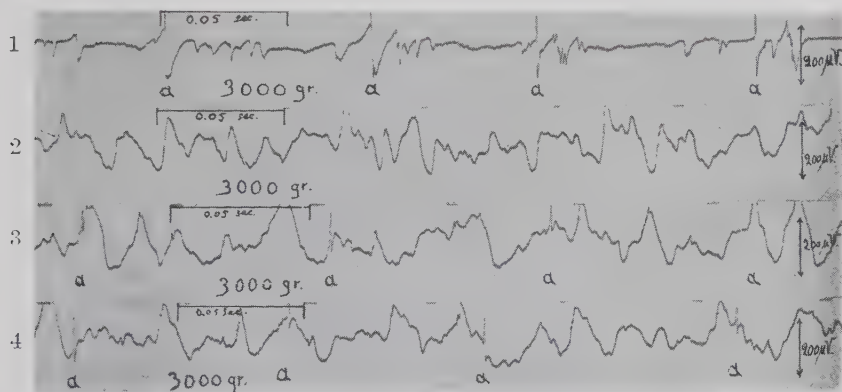


Fig. 20.

De curven, no.'s 1, 2, 3 en 4 van fig. 20, zijn alle opgenomen bij een belasting van 3000 gram. In curve no. 1 is alleen de activiteit van enkele motor-units waar te nemen, waarvan unit a steeds duidelijk is te herkennen. In curve no. 2 zijn alleen de A-golven geregistreerd. In curve no. 3 en 4, welke bij elkaar aansluiten, zijn de A-golven en de unitontladingen gelijktijdig geregistreerd. In deze laatste twee mengcurven is de activiteit van unit a nog steeds duidelijk waar te nemen.

Om het beeld van curve no. 3 en 4 nog iets duidelijker te doen uitkomen, trachtte ik de A-golven kunstmatig nog iets gladder te maken, zoodat de veel scherpere ontladingspieken der motor-unit-ontladingen zich nog duidelijker tegen de afgeronde A-golven zouden kunnen afteekenen. Dit werd bereikt door tusschen de punten N en E een condensator C met een capaciteit van 0,25 of 1 μ F aan te brengen, welke gestippeld in het schema van fig. 19 is aangegeven. Deze condensator werkt in combinatie met de potentiometer P als een soort filter, welke de hogere frequenties van het enkele A-golfmyogram uitzeeft, waardoor de A-golven een gladder beeld verkrijgen. De vorm van de motor-unitontladingen daarentegen wordt, tengevolge van de groote weerstand van het potentiometergedeelte dat zich tusschen L en E bevindt, door deze kunstgreep bijna niet beïnvloed.

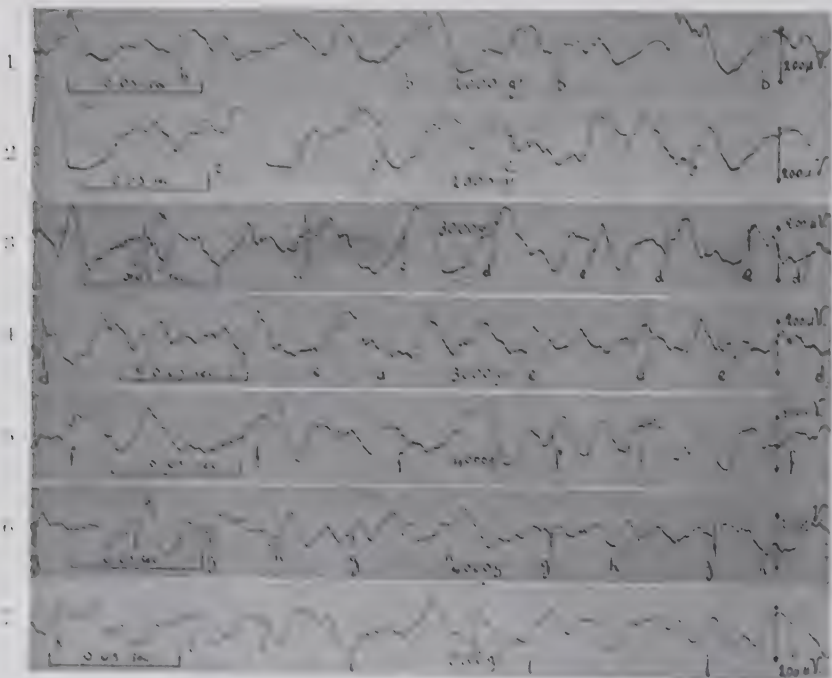


Fig. 21.

Gedeelten van mengcurven, welke van één proefpersoon bij wisselende belasting op deze wijze werden opgenomen, zijn in fig. 21 samengevat. De voorwaarden waaronder deze beelden tot stand zijn gekomen, alsmede de waar te nemen bijzonderheden zijn in de volgende tabel samengevat.

Curve no.	Belasting in grammen	Potentio-meterstand in % t.o.v. het max.	Cap. v. d. filter-cond. in μ F.	Unit	Gemiddelde unit-freq. per sec.	Grootste %-variatie t.o.v. de gemiddelde unit-freq.
1	2000	21	0.25	b	15	39
2	2000	21	0.25	c	16	31
3	3000	17	0	d	14	38
4	3000	14	0	e	15	35
5	4000	10	0.25	f	20	64
6	4000	8	0.25	g	19	42
				h	16	37
7	5000	6	1	k	10	76
				l	16	30

Uit deze mengcurven blijkt dus wel duidelijk dat welke belasting men ook kiest, nooit twee opeenvolgende A-golven gevonden kunnen worden, welke uit de activiteit van dezelfde motor-units zijn opgebouwd.

Daar het selectief sondeeren van een motor-unit bij de eene proefpersoon beter gelukt dan bij een andere, en men zich bovendien een zekere vaardigheid in het sondeeren eigen kan maken, kon, gezien de curven van fig. 21, een poging worden ondernomen om het verband tusschen de intensiteit van contractie en de frequentie van ontladingen door registratie, nauwkeuriger dan bij de luidsprekerproeven was geschied, te bestudeeren.

Hoewel het in principe eenvoudiger was geweest dadelijk in één proef een motor-unit bij diverse belastingen te vervolgen, gelukte dit, in tegenstelling met de luidsprekerproeven, bij registratie niet goed. Behalve het probleem van een voldoende selectieve afleiding zijn bij wisselende belasting weefselverschuivingen langs het concentrische electrodensysteem niet te vermijden. Zooals we in een volgend

hoofdstuk nog nader zullen zien, wijzigt de afgeleide stroomvorm zich hierdoor oogenblikkelijk, welke verandering bij wisselende belasting vaak zoo sterk is, dat van een herkenning op een fotografisch vastgelegde curve meestal geen sprake meer kan zijn. Zelfs bij een constante belasting is soms, voornamelijk bij de wat intensievere contracties al een vormverandering waar te nemen (vgl. unit g uit curve no. 6 van fig. 21). Om deze reden moest ik wel volstaan met een vergelijking te maken van de ontladingsfrequenties, zooals deze slechts bij een constante belasting waren vast te leggen.

De gemiddelde frequentiewaarden, zooals die uit de volledige curven van fig. 21 voor elke unit werden bepaald, alsmede de variabiliteit van de uiterste waarden, worden weergegeven door kolom 6 en 7 van de tabel op blz. 71. In deze tabel komt echter de bij de luidsprekerproeven zoo duidelijk waargenomen frequentietoename onvoldoende tot uiting. Wel kan worden geconstateerd dat bij een constante spanningsontwikkeling de actieve units, o.a. g en h als ook de units k en l, niet dezelfde ontladingsfrequentie bezitten. Bijgevolg is het waarschijnlijk dat voor een goede vergelijking van de gemiddelde frequentiewaarden het aantal gesondeerde units bij de verschillende belastingen te gering is geweest. O.a. blijkt uit deze tabel dat zelfs bij sterke belastingen nog zeer lage frequenties kunnen voorkomen. Unit k van curve no. 7 b.v. heeft een voor deze maximale belasting wel zeer lage frequentie van 10 per seconde. Bij luidsprekercontrôle bleek evenwel dat 10 seconden na de opname de frequentie en regelmaat van deze unit zoo sterk verminderden dat 30 seconden later de ontladingen volledig achterwege bleven, verschijnselen, welke dus zeer waarschijnlijk aan een impulsvermoeidheid moesten worden toegeschreven (vgl. bladz. 89). Bij alle andere motor-units van de curven van fig. 21 was van dergelijke vermoeidheidsverschijnselen bij luidsprekercontrôle echter niets te bespeuren.

Bij de proeven waarbij het verband tusschen belasting en unit-ontladingsfrequentie door registratie nauwkeurig kon worden bepaald, werden de resultaten in spreidingscurven vastgelegd, welke op de volgende wijze werden opgesteld. Van elke reeks ontladingen werd het interval tusschen twee opeenvolgende ontladingen in, zoo nauwkeurig mogelijk gemeten, waarna op de abscis van een coördinatenstelsel de duur van elk interval werd uitgezet, terwijl de ordinaat het aantal aangeeft waarmee elk interval voorkwam, als 100 opeenvolgende intervallen werden gemeten. Door bij een constante belasting (3000 grām) van minstens vijf units dergelijke spreidingscurven (curven no.'s I, II, III, IV en V van fig. 22) op te stellen kon op eenvoudige wijze hieruit ook

de gemiddelde spreidingscurve (de b-lijn van fig. 22) worden afgeleid, waaruit cum grano salis de gemiddelde unit-frequentie voor een belasting van 3000 gram kan worden afgelezen.

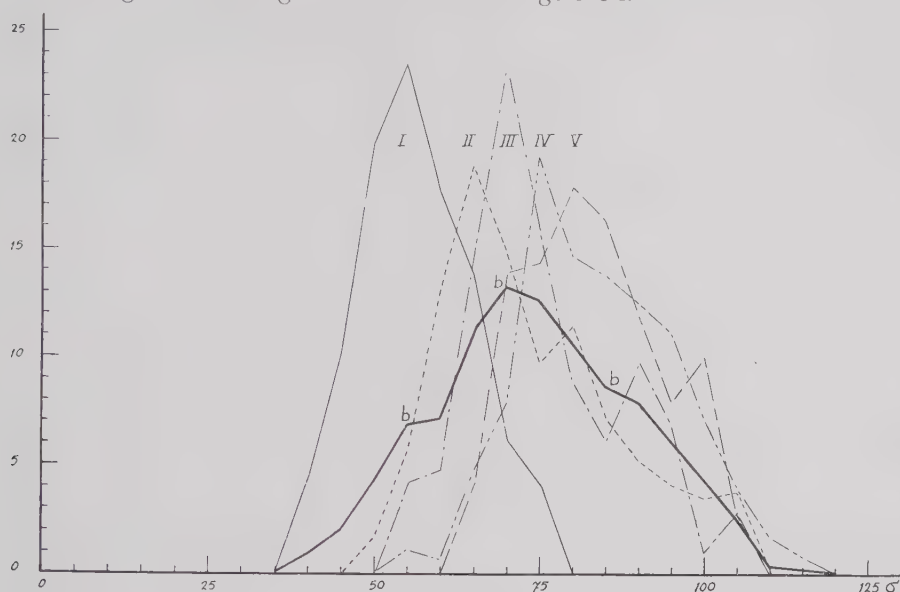


Fig. 22.

Aan de hand van deze figuur kan de frequentiespreiding van elke reeks motor-unit-ontladingen ook in een tabelletje worden samengevat, waarin de afwijkingen van de kleinste en de grootste waarde ten opzichte van het meest voorkomende interval in procenten worden uitgedrukt.

Unit	Interval in σ			
	kleinste	meest voorkomende		grootste
I	35	36%	55	80
II	45	31%	65	110
III	50	29%	70	110
IV	50	33%	75	120
V	60	25%	80	110
b-lijn	35	50%	70	120

Uit deze tabel blijkt dat de afwijking van het grootste interval in den regel groter is dan de afwijking van het kleinste interval, terwijl de grootste afwijking bij unit II wordt gevonden (69%).

De grootste afwijking van de gemiddelde unit-frequentie blijkt bij deze belasting 71% te bedragen.

Vergelijkt men bij dezelfde belasting van 3000 gram de meest voorkomende unit-frequentie ($= \frac{1000}{70} = \pm 15$ per sec.) met de gemiddelde A-golffrequentie van dezelfde spier (± 40 per sec.) dan blijkt de laatste waarde dus veel grooter te zijn dan de eerste, welk feit door een vergelijking van de spreidingscurven in fig. 23 kan worden geïllustreerd: de curve van de A-golven, links, en de curve van de unit-ontladingen, rechts, vallen nagenoeg niet over elkaar heen.

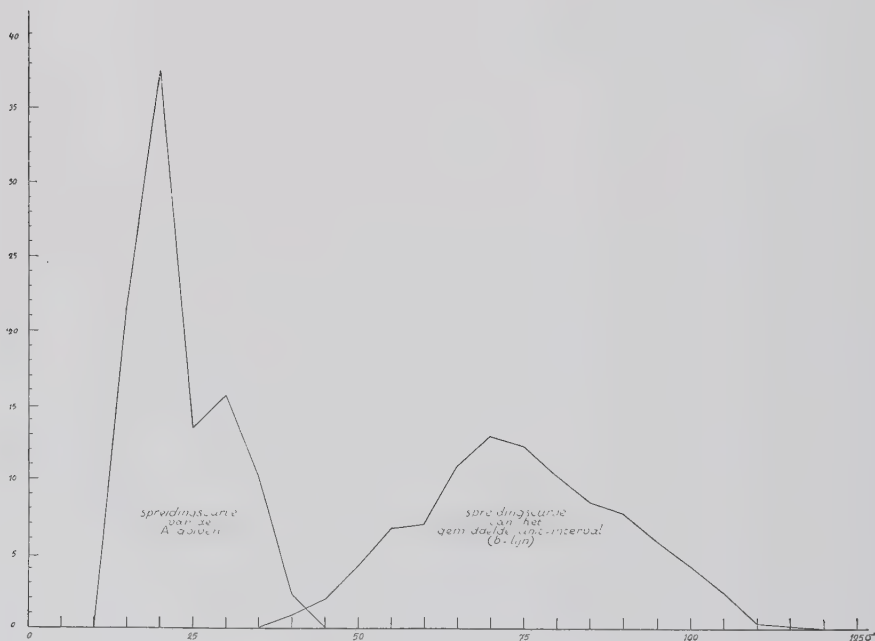


Fig. 23.

Door vervolgens van elke contractiegraad een gemiddelde spreidingscurve (b-lijn) op te stellen en deze bij de belastingen van 4000, 3000, 2000, 1000 en 500 gram in een aparte figuursamen te vatten ontstond het beeld van fig. 24.

In hoeverre bij de curven van fig. 24 de regelmaat van de gemiddelde unit-ontladingsfrequentie afhankelijk is geweest van de belasting blijkt uit de onderstaande tabel, welke uit fig. 24 is afgeleid.

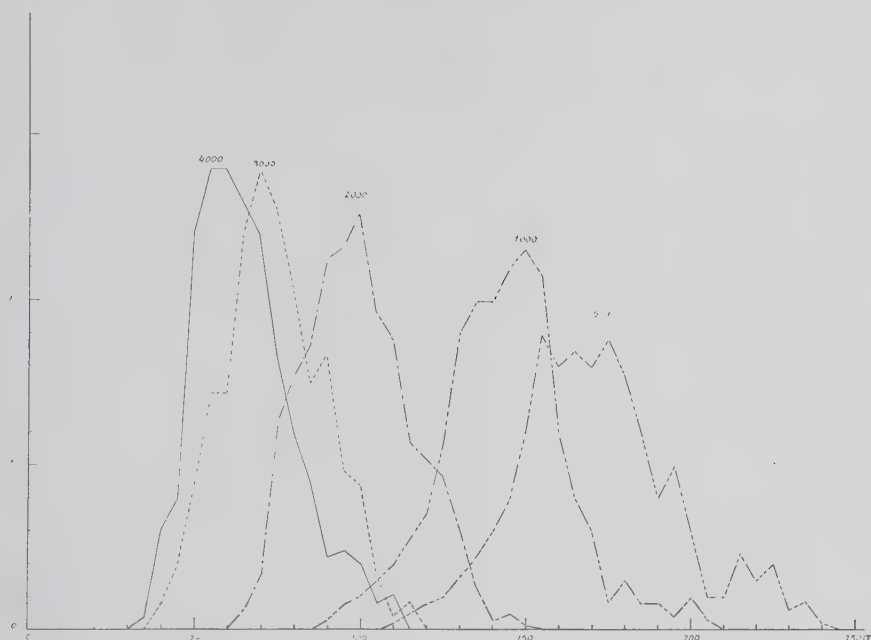


Fig. 24.

Belasting in grammen	Interval in σ				
	kleinste	meest voorkomende			grootste
500	105	30%	165	48%	245
1000	85	43%	150	40%	210
2000	60	40%	100	55%	155
3000	35	50%	70	71%	120
4000	30	45%	55	109%	115

Evenals in de tabel op blz. 73 werd geconstateerd blijkt ook hier de afwijking van het grootste interval vaak groter te zijn dan de afwijking van het kleinste interval. De grootste procentuele afwijking wordt bij de grootste belasting gevonden (4000 gram) en bedraagt 109%. Hierbij moet echter worden opgemerkt dat deze procentuele waarden relatieve verschillen zijn; de grootste absolute verschillen blijken juist bij de geringere belastingen voor te komen.

In tegenstelling met de tabel op blz. 71 blijkt uit de laatste curven toch wel zeer duidelijk hoe bij stijgende belasting de gemiddelde

unitfrequentie toeneemt, in overeenstemming dus met de resultaten zooals deze bij de luidsprekerproeven werden verkregen.

Conclusies.

Deze proeven toonen dus aan:

1e. dat bij constante belasting een incoherentie bestaat tusschen de absolute waarden van de A-golffrequentie en de motor-unit-ontladingsfrequentie.

2e. dat de A-golffrequentie niet en de unit-frequentie wél van de ontwikkelde spierspanning afhankelijk is.

Uit deze twee feiten blijkt dus wel zeer duidelijk van hoe geringe betekenis de impulsfrequentie voor het tot stand komen van de A-golven is en is het vrijwel uitgesloten dat deze laatste door een synchrone impulsuitzending der voorhoornzellen tot stand zouden zijn gekomen.

3e. Uit de frequentiespreidingscurven der motor-unitontladingen blijkt, dat in het algemeen bij een bepaalde belasting de meest voorkomende frequentie het dichtst bij de hoogste frequentie (= kleinste interval) ligt, welke bij deze belasting kan voorkomen. Dit verschijnsel wordt duidelijker als de belasting toeneemt.

D. GROEPVORMING ALS OBJECTIEF CRITERIUM VOOR DE SYNCHRONISATIETENDENZ.

A. Bij de mensch.

In het begin van dit hoofdstuk werd de vraag gesteld wat men nu eigenlijk wel een A-golf mag noemen, er werd afgesproken hieronder alle golven van het E.M.G. te verstaan welke een amplitudo hebben die grooter is dan 60% van de grootste golf welke bij een constante spanningsontwikkeling in het E.M.G. is waar te nemen. Terecht zou men de opmerking kunnen maken dat het aantal golven, dat op deze manier is vast te stellen, zeker veel grooter moet zijn dan het aantal dat men vindt als de grens bij b.v. 90% wordt gesteld. De gemiddelde A-golffrequentie van 30—50 per seconde blijkt evenwel nog iets kleiner te zijn dan de waarden welke PIPER e.a. hebben gevonden, zoodat kan worden aangenomen dat de gevonden A-golffrequentie zeker niet aan een te lage grenswaarde van de A-golf-definitie kan worden toegeschreven.

Om van de, toch steeds zeer subjectieve, A-golfformuleering onafhankelijk te zijn heb ik ook naar andere, meer objectieve gegevens gezocht, welke voor of tegen het bestaan van een synchronisatietendenz zouden kunnen pleiten.

Hierbij werd de volgende gedachtengang gevolgd: bij een volledig

ontwikkelde synchronisatie, zal door het „in phase” zijn van de elektrische verschijnselen, ook een synchronisatie van de intervallen gevonden moeten worden. Daar evenwel gebleken is dat de frequenties van de reeksen van motor-unitontladingen aan een zekere spreiding onderhevig zijn, is het duidelijk dat de kans op het vinden van regelmatig terugkeerende verschijnselen des te grooter wordt naarmate het aantal gesondeerde motor-units geringer is. Bij voldoende selectieve afleiding zal deze regelmaat ook bij een minder volledig ontwikkelde synchronisatietendenz nog in het optreden van groepjes ontladingen door „stille perioden” van elkaar gescheiden, gevonden kunnen worden. Behalve dat bij dit onderzoek dus gezocht moet worden naar het optreden van groepvorming der motor-unitontladingen, moet van eventuele groepjes bovendien worden aangetoond, dat twee opeenvolgende groepjes uit dezelfde motor-units zijn opgebouwd; waaruit volgt dat de frequentie waarmee deze groepjes moeten optreden ongeveer gelijk moet zijn aan die der samenstellende motor-units.

Om de enkele units goed te kunnen herkennen was ik dus aangewezen op een betrekkelijk selectief electrodensysteem, dat aan de andere kant ook weer niet te selectief mocht zijn, daar voor het aantoonen van een groepvorming de activiteit van minstens twee units moest worden geregistreerd. De ervaringen, welke ik met de concentrische electrode had opgedaan, lieten vermoeden dat dit systeem ook voor dit onderzoek geschikt zou zijn.

Voor zoover het zoeken naar een optreden van groepvorming op de mensch betrekking heeft kunnen ook de reeds gepubliceerde mengcurven worden gebruikt, wanneer althans op een curve de activiteit van minstens twee units duidelijk zichtbaar is. In curve no. 3 van fig. 21 zijn bij x de twee units d en e als een groepje waar te nemen. Ook is in deze curve zeer duidelijk te zien hoe de volgende ontladingen van deze twee units reeds zoo ver uit elkaar liggen, dat van een groepje geen sprake meer kan zijn. In curve no. 6 van fig. 21 is een polyphasisch ontladingstype van de unit g waar te nemen, iets wat als een uitgesproken neiging tot groepvorming van enkele units imponeert. In het volgende hoofdstuk zal echter blijken dat in een dergelijk geval slechts sprake kan zijn van de activiteit van één motor-unit. Verder heb ik bij de mensch geen spoor van een regelmatige groepvorming kunnen ontdekken.

B. Bij het konijn.

Zooals reeds in het literatuuroverzicht werd opgemerkt put ADRIAN zijn bewijzen voor het bestaan van een synchronisatietendenz o.a.

uit de vergelijking van het neurogram van een enkele ascylander met dat van het nog intacte deel van de geheele zenuw, waarop een partieele doorsnijding was toegepast. Bij deze proeven werden groepjes ontladingen gevonden van de zelfde units met een frequentie overeenkomende met die der groote golven van het totale neurogram. Heeft echter dit, bij de n.phrenicus van een konijn gevondene, algemeene geldigheid, dan zou op analoge wijze de synchronisatie, door het optreden van groepsgewijze ontladingen ook in de spiervezels van het diaphragma, zijn aan te toonen.

Uit den aard der zaak was ik voor een onderzoek van deze spier aangewezen op dierproeven, waarvoor ik bij voorkeur de diersoort van ADRIAN wenschte te gebruiken. Daar een slip van het diaphragma bij een konijn van buiten af zeer gemakkelijk is te bereiken, beloofde dit dier voor deze proeven wel bijzonder geschikt te zijn.

Voor de uitvoering van deze proeven werd een op de konijnenplank gebonden konijn in urethaannarcose gebracht. Twee uur later werd ter hoogte van de processus xiphoideus een kleine huidsnede aangebracht en kon de GARCEAU-electrode in de hierdoor zichtbaar wordende diaphragmaslip dadelijk worden aangebracht. Op deze wijze kon bij elke normale ademhaling de activiteit van een aantal motor-units direct worden waargenomen, terwijl tusschen twee ademhalingen in ook een pauze kon worden vastgesteld. Om zeker te zijn dat alleen actiestroom van het diaphragma werden afgeleid, werd de concentrische electrode ook naast de slip ingebracht, waarbij echter geen spoor van elektrische activiteit viel waar te nemen, zoodat bij de interpretatie van de E.M.Grammen stroomlissen van eventueel actieve intercostaalspieren konden worden uitgesloten. Wel was in de contrôleluidspreker heel zwakjes de activiteit van het hart waarneembaar, in de geregistreerde curve echter was van deze stoornis weinig te bemerken. De geforceerde ademhalingen, waarbij de synchronisatie vooral zou optreden, werden op de door ADRIAN aangegeven wijze opgewekt door met de vingers de neusgaten van het konijn af te sluiten.

Het resultaat van de diaphragmaproeven kon mij echter weinig bevrediging schenken. In de meeste gevallen kon ik er n.l. niet in slagen een zoo gering aantal motor-units te registreeren, dat in de curve de afzonderlijke units konden worden herkend. Daar ik vermoedde dat in deze gevallen de geringe selectiviteit hoofdzakelijk aan de structuur van het spierweefsel moest worden toegeschreven, heb ik de diaphragmaslip microscopisch onderzocht. Met behulp van een, boven het praeparaat aangebracht microscoop kon ik mij

goed omtrent de verhoudingen ter plaatse oriënteren. Zoo bleek dat het blanke kerneinde van de concentrische electrode met nog een zeer groot aantal spier-vezeltjes in contact stond, terwijl het aantal, tusschen kern en mantel in, bijna niet te tellen was. Bij deze histologische verhoudingen behoefde het dus geen verwondering te wekken dat het niet gelukte om de activiteit van één enkele motor-unit vast te stellen.

Bij wijze van uitzondering kan echter wel in de curven van fig. 25 de activiteit van eenige units a, b en c worden vervolgd. Curve no. 1 werd opgenomen bij een normale, curve no. 2 bij een

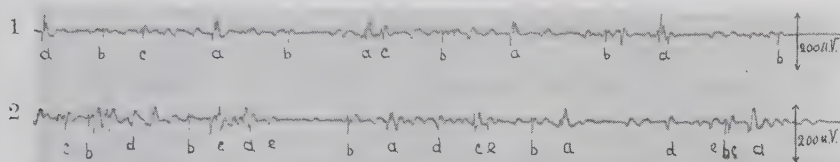


Fig. 25.

geforceerde adembeweging. Echter kon ook in deze curven geen groepvorming worden aangetoond, waarvoor een synchronisatietendenz verantwoordelijk kon worden gesteld.

Hoewel deze proef dus geen afdoende oplossing van het gestelde probleem kon geven, is in de curven van fig. 25 echter nog wel iets anders waar te nemen, hetgeen in verband met het al of niet bestaan van de synchronisatietendenz toch zeker een vermelding verdient.

Zooals bij de bespreking van de proeven van ADRIAN op blz. 18 werd opgemerkt, zou ADRIAN op grond van indirecte gegevens van de neurogrammen van de n.phrenicus tot de conclusie zijn gekomen, dat deze zenuw zich kenmerkt, door bij toenemende spanningsontwikkeling alleen een toename van de impulsfrequentie te vertoonen, waarbij, in tegenstelling met andere motorische zenuwen, het aantal actieve motor-units constant zou blijven. Door directe registratie van de spieractiestroommen blijkt echter dat deze veronderstelling door de curven van fig. 25 niet kan worden bevestigd. In de curve van de sterke respiratiebeweging (no. 2) zijn veel meer actieve units waar te nemen dan in curve no. 1 van de normale adembeweging (vgl. bijv. de units d en e). Hoewel ADRIAN mede op grond van zijn bovengenoemde conclusie een door het toeval veroorzaakte topvorming in het totale neurogram van de n.phrenicus afwijst, kan op grond van mijn waarneming terecht aan deze uitspraak worden getwijfeld.

Toen gebleken was dat bij de diaphragmaproeven geen groepvorming kon worden geregistreerd heb ik, daar aan het electrodensysteem weinig meer te verbeteren was, getracht of bij andere spieren nog een groepvorming kon worden vastgesteld. Hiervoor viel de keuze op spieren waarvan ADRIAN en BRONK ⁽⁶⁾ in de neurogrammen van de verzorgende zenuwen reeds groote golven hadden aangetoond. De vrij grof gestructureerde spieren, als de m.biceps femoris en de m.soleus van het konijn, leken mij daarom een geschikt object om het eventueele verschijnsel van de groepvorming vast te stellen. Om bij deze proeven goede zekerheid te hebben dat het concentrische electrodensysteem inderdaad in de gewenschte spier terecht kwam, werd, nadat het konijn in een lichte urethaannarcose was gebracht, de huid eerst weggepraepareerd, waardoor een goed overzicht over de anatomische verhoudingen van de poot werd verkregen en de elektroden in de gewenschte spier konden worden ingebracht. Door één van de teenen achterover te buigen kon in de m.soleus zeer gemakkelijk een myotatische reflex worden opgewekt en konden de motor-unit-ontladingen zeer selectief worden afgeleid. Zeer fraai kan men bij dit praeparaat demonstreeren hoe, bij een verder achterover buigen van één of meer teenen, de ontladingsfrequentie evenals het aantal, actieve units onmiddellijk toeneemt.

Bij deze proeven viel het op dat de activiteit van de motor-units vrij snel uitdooft, zoodat ondanks een sterk achteroverbuigen van de teenen, de motor-unitontladingen uitbleven. Werde echter de m.soleus door een terugbrengen van de teenen eerst ontspannen en dan opnieuw achterover gebogen dan werd de zelfde unit wel weer actief. Het viel mij verder op dat de snelheid, waarmee verschillende proefdieren zich aan de strekprikkel adapteerden, een zekere evenredigheid vertoonde met de diepte van de narcose waarin deze dieren zich bevonden. In de latere proeven, waarbij ik behoorlijk over de anatomie ter plaatse was georiënteerd, kon ik volstaan met een zeer kleine huidsnede, waardoor de concentrische electrode onder luidsprekercontrôle in de m.soleus kon worden aangebracht. Daar het toen ook niet meer noodig was om de huid vrij te prepareren, kon ook de narcose vervallen daar de konijnen op het inbrengen van de concentrische electrode geen pijnreacties vertoonden. Bij de narcosevrije dieren werd ik verrast door het feit, dat de adaptatie aan de strekprikkel volledig was verdwenen; minuten lang kon zoo de reactiviteit van één of meer units worden vervolgd. Wel moet worden opgemerkt dat de selectiviteit dan niet zoo goed meer is als bij de narcosedieren, hetgeen misschien aan een uitblijven van een door het narcoticum

veroorzaakte verlamming van een aantal voorhoornzellen moet worden toegeschreven.

Als eerste resultaat van dit onderzoek kon worden vastgesteld dat, op een prikkel van constant blijvende intensiteit, de op het gehoor te vervolgen ontladingsreeksen op dezelfde wijze in frequentie uiteenloopen, zooals dit voor de motor-units van de m.biceps van de mensch reeds bekend was. Door het bestaan van deze frequentiespreiding was het reeds bij voorbaat waarschijnlijk te achten, dat de kans om bij deze spieren een groepvorming van de motor-unitontladingen aan te toonen, niet groot zou kunnen zijn. Desondanks heb ik toch wel eens groepjes van twee ontladingen kunnen aantoonen. Deze gevallen konden echter steeds door een toevallig samentreffen worden verklaard. Gezien de spreidingscurven van fig. 22 is het namelijk te verwachten dat twee motor-units met een ongeveer gelijke reeksfrequentie ook wel eens toevallig direct na elkaar ontladen, hetgeen gedurende eenige tijd ook een bij elkaar blijven van de volgende ontladingen ten gevolge moet hebben. Daar echter deze twee frequenties nooit absoluut aan elkaar gelijk zijn, is het zeer waarschijnlijk dat het interval tusschen twee opeenvolgende, verschillende motor-unitontladingen in, steeds grooter of kleiner wordt, eventueel zoo veel dat een ontlading van bijv. een reeks a net midden tusschen twee ontladingen van een reeks b in komt te liggen, waardoor van groepvorming geen sprake meer kan zijn. Hierbij is te verwachten dat, wanneer het interval nog grooter wordt, de ontlading van reeks a naderhand weer dicht bij een volgende ontlading van reeks b komt te liggen, om tenslotte hiermee samen te vallen. De kans hierop is echter even gering als het andere uiterste geval waarbij een ontlading van reeks a precies midden tusschen een voorgaande en een volgende van reeks b in komt te liggen. Bij dit speciale geval, waarbij de ontladingsreeksen van twee motor-units a en b, een bijna aan elkaar gelijke ontladingsfrequentie bezitten, ligt echter in den regel een ontlading van reeks a ergens tusschen twee opeenvolgende ontladingen van reeks b in, waarbij het vaak moeilijk is te zeggen of al dan niet van groepvorming sprake kan zijn. Spreken we echter af de grens voor groepvorming bij 25% van het interval, tusschen twee opeenvolgende ontladingen van de hoogste frequentiereeks, te leggen, zoo kan van groepvorming worden gesproken als de tijd tusschen twee verschillende motor-unitontladingen in, kleiner is dan deze 25%. (geval X) Is deze tijd grooter dan 25% dan kan dus niet meer van groepvorming worden gesproken (geval Y). Nu is het verder niet moeilijk in te zien dat een groepvorming welke is ontstaan uit een toevallig aan elkaar

gelijk lopen van twee ontladingsreeksen zich moet kenmerken door het feit dat de gevallen X en Y even vaak voorkomen. Alleen als de gevallen X veel vaker voorkomen dan de gevallen Y zou men van een, door een synchronisatietendenz veroorzaakte groepvorming, mogen spreken. Het voordeel van een grenswaarde van 25% is, dat men bij het eventuele bestaan van een synchronisatietendenz in staat is deze tendenz door een verhouding in een maat uit te drukken. Voor een goede differentieering van de toevallige groepvorming en de groepvorming als gevolg van een synchronisatietendenz, is het dus absoluut noodzakelijk de activiteit van twee ontladingsreeksen over een zoo lang mogelijke tijd te vervolgen. Uit de curven, welke zoo bij de myotatische reflex waren te verkrijgen, bleek evenwel dat de verhouding $\frac{\text{aantal gevallen X}}{\text{aantal gevallen Y}}$ ten hoogste 20% kon varieeren, waarbij nu eens de gevallen X, dan weer de gevallen Y in de meerderheid waren.

Ter illustratie van het bovenstaande kan ik volstaan met een publicatie van de meest karakteristieke gedeelten van deze lange curven zooals in fig. 26 is geschied. De afzonderlijke ontladingsreeksen zijn in alle curven, zoowel door de betrekkelijk groote frequentie-regelmaat als door de voor een bepaalde ontladingsreeks

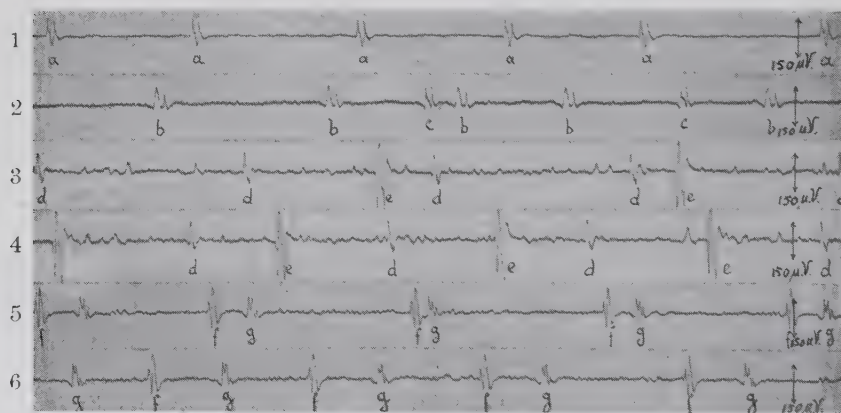


Fig. 26.

karakteristieke vorm, steeds zeer goed van elkaar te onderscheiden. De curven, no.'s 1 en 2, zijn opgenomen bij een vrij sterke, reflectorisch opgewekte buigcontractie van de m. soleus van een konijn, in lichte urethaannarcose. In curve no. 1 wordt de ongestoorde activiteit van slechts één enkele unit a, met een polyphasisch ontladingstype, weergegeven. In curve no. 2 is behalve de activiteit van unit b ook

die van unit c waarneembaar. De ontladingsfrequenties van deze twee units lopen zoo sterk uiteen dat het interval van unit c bijna tweemaal zoo groot is als dat van unit b, waardoor een regelmatige groeppvorming van deze units natuurlijk direct is uitgesloten. Onder overigens dezelfde voorwaarden werd curve no. 3 opgenomen bij een betrekkelijk zwakke contractie, waarbij unit d goed geïsoleerd was waar te nemen. De contractie werd hierbij opgewekt door het achterover buigen van slechts één enkele teen. Door eveneens een naast liggende teen achterover te buigen kon een wat sterker wordende contractie worden opgewekt, waardoor met bijna wiskundige zekerheid een tweede unit e actief kon worden gemaakt. De curve no. 3 laat zien hoe de eerste ontlading van unit e net op de grens van de gevallen X en Y ligt. Mede uit curve no. 4 blijkt, dat bij het handhaven van deze contractie-intensiteit de units d en e hun niet volkomen gelijke ontladingsfrequentie min of meer vasthouden, wat tengevolge heeft dat nu eens de ontladingen meer bij elkaar (curve no. 3) dan weer zoo ver mogelijk uiteen liggen (curve no. 4).

Ook bij contracties met een absoluut constante spanningsontwikkeling komt een soortgelijke toevallige groeppvorming voor. Door de units f en g in curve no. 5 te vervolgen blijkt evenwel dat ook hier het paarsgewijze optreden even vaak voorkomt als het zoo ver mogelijk van elkaar verwijderd zijn van deze ontladingen (curve no. 6).

Uit de curven van fig. 26 blijkt dus wel zeer duidelijk dat, hoewel soms groepjes van enkele motor-unitontladingen zijn aan te toonen, we, bij een lang vervolgen van deze actiestroomen, een dergelijke groeppvorming toch als een toevallige samenloop van unitontladingen moeten beschouwen. Bij een soms waar te nemen groeppvorming hebben we zonder deze contrôle geen reden om met ADRIAN hierin een bewijs te zien voor het bestaan van een synchronisatietendenz.

E. OVER DE STABILITEIT DER UITGEVOERDE BEWEGING BIJ EEN SYNCHRONE ACTIVITEIT DER MOTOR-UNITS.

Behalve de aangetoonde wanverhoudingen tusschen de frequenties van de A-golven en die der motor-unitontladingen, moet bovendien worden gewezen op de voorstelling van ADRIAN betreffende de verhoudingen bij de mechanische afloop van de beweging. Neemt men namelijk het bestaan van een synchronisatietendenz aan, dan dient men zich volgens deze onderzoeker rekenschap te geven van het feit hoe het bij sterke contracties mogelijk is dat, ondanks een synchrone activiteit van de spierelementen, de resulterende beweging toch geen

instabiel karakter verkrijgt. De gladde afloop van een beweging verklaart ADRIAN door aan te nemen, dat bij de sterke contracties de impuls-frequentie voor elke spiervezel zoo groot geworden is dat deze laatste zich in een volkomen tetanus bevindt.

Deze hypothese is echter in verband met mijn proefresultaten moeilijk vol te houden. Bij een belasting van 3000 gram n.l. bleken de A-golven in het E.M.G. even duidelijk te worden geregistreerd als bij een maximale belasting van 6000 gram (fig. 15).

Zou ADRIAN's verklaring van het ontstaan der A-golven juist zijn, zoo moet men, op grond van de vormovereenkomst der E.M.Grammen, het bestaan van een synchronisatietendenz ook bij middelmatig sterke contracties aannemen en eveneens tot de conclusie komen dat reeds bij een middelmatige contractie-intensiteit alle actieve spiervezels in een volkomen tetanus verkeerden. Volgens ADRIAN echter is de maximale contractietoestand van de spiervezel pas dan bereikt, als de impulsfrequentie maximaal is. In verband met het bovenstaande zou dus reeds bij een middelmatige contractietoestand deze maximale frequentie bereikt zijn. Blijkens het hier gevolgde onderzoek is echter duidelijk aangetoond dat deze maximale frequentie nog niet bij een middelmatig sterke, daarentegen wel bij een maximale spanningsontwikkeling aanwezig is.

De aanvaarding van een synchronisatietendenz komt dus bij middelmatig sterke contracties in conflict met de stabiele afloop van de beweging, welke bij deze contractiegraad wordt uitgevoerd. Is men om deze reden dus verplicht bij middelmatig sterke contracties het bestaan van een synchronisatietendenz te loochenen, zoo bestaat er, gezien de groote vormovereenkomst der E.M.Grammen, ook geen reden een synchronisatietendenz bij maximaal sterke contracties te veronderstellen.

Samenvatting.

De opvatting van ADRIAN om het PIPER-rythme van het E.M.G. te verklaren uit een synchrone activiteit van de motor-units, wordt aan een critiek onderworpen. In de eerste plaats werd er op gewezen dat bij het bestaan van een synchronisatietendenz er een evenredig verband zou moeten bestaan tusschen de frequentie der grootere golven (A-golven) en die der motor-unitontladingen. In het hierop gerichte onderzoek werden deze frequenties bij diverse spanningen afzonderlijk onderzocht. Uit dit onderzoek blijkt dat de A-golf-frequentie steeds onafhankelijk is van de contractie-intensiteit, terwijl bij toenemende belasting wel een frequentietoename van de motor-unit-

ontladingen kon worden vastgesteld. Bovendien blijken de absolute frequentiewaarden der A-golven niet te kloppen met die van de motor-unitontladingen: de A-golven varieren van 30—50 per seconde, terwijl de motorunitontladingen een maximale frequentie van 30 per seconde nauwelijks kunnen bereiken. Door een schakeling wordt aangegeven hoe de A-golven met een reeks ontladingen van één der samenstellende motor-units, zoowel vlak na elkaar, als volkomen gelijktijdig kunnen worden geregistreerd. In het laatste geval ontstaan z.g.n. „mengcurven”, waaruit wel zeer duidelijk blijkt dat twee opeenvolgende A-golven nooit uit dezelfde motor-unitontladingen zijn opgebouwd.

Daar de A-golfdefinitie bij de diverse onderzoekers steeds een eenigszins subjectief karakter draagt, werd ook naar meer directe bewijzen voor het bestaan van een synchronisatietendenz gezocht. Het optreden in groepjes van twee of meer ontladingen van steeds dezelfde motor-units kon hiervoor als criterium gelden. Nòch bij de willekeurig opgewekte contracties van de mensch, nòch bij de reflectorisch opgewekte contracties van het konijn mocht het echter gelukken een groepvorming aan te toonen, waarvoor met zekerheid een synchronisatietendenz verantwoordelijk kon worden gesteld. Weliswaar kon af en toe een groepvorming worden waargenomen, hiervan kon echter worden vastgesteld dat deze groepvormingen steeds aan een toevallig samentreffen van twee motor-unitontladingen moeten worden toegeschreven.

Bij het zoeken naar groepsgewijze ontladingen der motor-units bleek dat het aantal actieve motor-units van het diaphragma bij krachtige respiratiebewegingen toeneemt, zoodat deze spier, in tegenstelling met het door ADRIAN uitgesproken vermoeden, zich in dit opzicht niet van andere spieren onderscheidt. Dit feit rechtvaardigt een twijfel aan de uitspraak van ADRIAN waarbij voor de verklaring van de groote golven van het neurogram van de n.-phrenicus een toevallige topvorming wordt afgewezen.

Tenslotte werd aangetoond dat, bij de voor analyse het meest in aanmerking komende middelmatige contracties, ook in verband met de stabiele afloop van beweging, het bestaan van een synchronisatietendenz moet worden ontkend. Op grond van de groote vormovereenkomst der E.M.Grammen kan men bijgevolg het bestaan van deze tendenz eveneens ontkennen bij maximale contracties.

HOOFDSTUK V.

HET ONTLADINGS COMPLEX VAN EEN MOTOR-UNIT.

Bij verschillende curven, welke in het vorige hoofdstuk zijn gepubliceerd, werd soms (o.a. alle units van fig. 26) de electriche activiteit van een motor-unit als een ontladingsbeeld met meer dan één spanningstopje geregistreerd. Zeer terecht zou men zich kunnen afvragen of in deze gevallen wel sprake mag zijn van het actiestroombeeld van slechts één enkele motor-unit. Immers men moet zich volgens ADRIAN een motor-unit voorstellen als een aantal spiervezeltjes, dat door slechts één ascylinder wordt geïnnerveerd. Een zich langs deze zenuwvezel centrifugaal uitbreidende prikkel zal de bijbehorende spiervezeltjes op hetzelfde moment bereiken, waardoor deze laatste alle op hetzelfde moment in contractie komen. De daaraan gepaard gaande electriche potentiaalschommelingen zullen eveneens gelijktijdig worden geproduceerd, zoodat de ontlading van het contractiele deel van een motor-unit de algebraïsche som vormt van de ontladingen der afzonderlijke spiervezels en moet met deze gelijkvormig zijn, als de actiestroom van deze vezeltjes onderling niet van vorm verschillen. Stelt men zich voor dat de ontlading van een spiervezel, evenals van een zenuwvezel, steeds de vorm van een monofasische relaxatietrilling bezit, dan is dus ook als summatiebeeld een dergelijke stroomvorm te verwachten. Neemt men nu een ontlading waar, zooals b.v. unit g van fig. 21, zoo zou het dus mogelijk kunnen zijn dat we in een dergelijk geval te maken hebben gehad met de activiteit van twee units, welke zich vlak na elkaar ontladen. Daar we in deze curve dit ontladingsbeeld telkens weer zien optreden, zouden we, op grond van deze uitgesproken neiging tot groeppvorming, deze curve juist wel als een bewijs voor het bestaan van een synchronisatietendenz kunnen aanmerken.

Zooals reeds is opgemerkt kunnen we echter een motor-unitontlading, behalve aan de ontladingsvorm, bovendien aan de regelmaat herkennen waarmee de ontladingen van één unit elkaar opvolgen, welke regelmaat zoowel aan de actiestroom van de enkele zenuwvezel als aan de ontladingen van het contractiele deel van een motor-unit bestudeerd

kan worden. ADRIAN en BRONK vonden in het neurogram van een enkele zenuwvezel, dat het tijdinterval tusschen twee opeenvolgende ontladingen nooit absoluut constant is, maar dat bij een matige spanningsontwikkeling de uiterste tijdintervallen plm. 50% ten opzichte van een gemiddelde waarde kunnen variëren. Deze waarde blijkt behoorlijk overeen te komen met die welke voor het ontladingsinterval op blz. 73 e.v. staan vermeld. Om deze reden wordt het in elk geval reeds waarschijnlijk dat in een reeks van gelijke ontladingscomplexen in elk complex dezelfde unitontlading voorkomt. Zouden behalve één nu ook nog meer units aan de opeenvolgende ontladingscomplexen ten grondslag liggen, dan zou dus, door de niet absoluut regelmatige opeenvolging der ontladingen van één motor-unit, verwacht kunnen worden dat de toppen van een ontladingscomplex niet steeds op precies dezelfde plaats liggen. M.a.w. er zou bij langdurige registratie een niet constant zijn van de vorm der opeenvolgende ontladingscomplexen vastgesteld kunnen worden. Mocht echter uit een hierop gericht onderzoek blijken dat de vorm van een reeks betrekkelijk regelmatige opeenvolgende ontladingscomplexen wel steeds absoluut constant is, zoo wordt het wel zeer onwaarschijnlijk dat meer dan één actieve unit aan een complex ten grondslag ligt.

Daar volgens het principe van Adrian bij stijgende contractie-intensiteit het aantal actieve units toeneemt zou men bovendien kunnen nagaan of deze factor ook de vorm van een ontladingscomplex beïnvloedt, hetgeen eveneens verwacht kan worden als meer dan één unit aan een complex ten grondslag ligt. Hoewel mij bij de luidsprekercontroleproeven herhaaldelijk is gebleken, dat ondanks wisselende contractieintensiteit het timbre van een reeks ontladingen in de meeste gevallen constant blijft, is dit feit echter moeilijk door registratie vast te leggen. Zooals reeds werd opgemerkt, bestaat er bij een wisselende contractie, behalve de moeilijkheid van een voldoende selectiviteit, steeds kans op een verschuiving van het electrodensysteem, waardoor reeds bij een constante belasting oogenblikkelijk een verandering van het timbre is op te wekken. Het onderzoek over het al of niet constant blijven van de vorm van een ontladingscomplex werd daarom uitgevoerd bij een constant ontwikkelde spierspanning, zoowel bij de willekeurige contracties van de mensch, als bij de reflectorisch opgewekte contracties van het konijn.

In groote lijnen werd dezelfde manier van onderzoek gevolgd zooals reeds voor de proeven van het vorige hoofdstuk is beschreven.

Om de activiteit van één enkele unit zoo lang mogelijk te kunnen vervolgen, werden de actiestroomen bij voorkeur bij een zoo zwak

mogelijke contractieintensiteit afgeleid, daar dan minder snel een impulsvermoeidheid optreedt. Om een verschuiving van de elektroden te voorkomen werd er in de eerste plaats voor gezorgd dat de onderzochte spier zoo weinig mogelijk kon bewegen. Bij onderzoek van de willekeurig opgewekte spiercontracties van de m.biceps werd de draaibare armsteun goed gefixeerd, zoodat slechts een isometrische buigcontractie kon worden ontwikkeld. Bovendien werden ook de elektroden goed gefixeerd. Wanneer bij de konijnenproeven eenmaal een actieve motor-unit duidelijk was gesondeerd, werd de GARCEAU-electrode in de zelfde stand voorzichtig in een statief vastgeklemd.

Voor de m.biceps van de mensch werd zelfs een geheel andere uitvoering van het concentrische electrodensysteem toegepast en wel

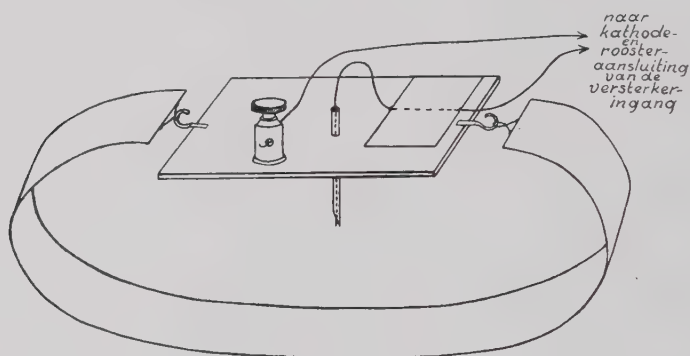


Fig. 27.

op de volgende wijze. In een koperen plaatje van 2×3 cm. werd in het midden een gaatje geboord, waarin een injectienaald van 15 mm. lengte, waarvan de kop was afgedraaid, zoodanig was vastgesoldeerd dat de naaldpunt plm. 13 mm. onder het plaatje uitstak. De kern bestond uit een met emaille geïsoleerde koperdraad van 0,15 mm. doorsnede, welke net in de naald paste en door deze voldoende werd gesteund. Zooals in fig. 27 is aangegeven werd deze draad door een stukje pleister op het plaatje gefixeerd. Werd de naald in de m.biceps gestoken dan rustte het koperplaatje op de huid, welk plaatje door middel van een elastische band op de arm kon worden bevestigd.

Met behulp van een steriel pincet kon de kerndraad nog iets worden doorgeschoven, waardoor de punt bovendien nog steun van het spierweefsel kon ondervinden. Hoewel men bij gebruik van dit systeem dus niet bevreesd behoeft te zijn dat een verschuiving ten opzichte

van het weefsel zal optreden, is het echter wel een bezwaar dat men met een dergelijke electrode de actieve motor-units minder gemakkelijk kan opzoeken dan met de GARCEAU-electrode. Daarom werd, voornamelijk bij het onderzoek van kleinere spiertjes, zooals de m.abductor dig. V van de mensch, soms ook nog van een modificatie van dit doorschuifbare electrodensysteem gebruik gemaakt. Door het koperen plaatje weg te laten en als afleidingsdraden naar de versterker zeer dunne emailledraden te gebruiken, kan het geheele systeem zoo licht worden uitgevoerd dat de huid en het spierweefsel in voldoende mate de buiten- en binnenelectrode kunnen fixeeren, zonder dat hierbij kans op een verschuiving van de elektroden bestaat. Door een dergelijk systeem eerst in een naaldvoerder te klemmen kan men, evenals met de GARCEAU-electrode, één actieve motor-unit goed opzoeken.

Voor het verkrijgen van opnamen, waarin eventuele detailverschillen nog goed zouden zijn waar te nemen, werd de versterkingsgraad van de versterker zeer zorgvuldig ingesteld, zoodat bij registratie van de grootste spanningstop nog net geen overbelasting van de versterker kon optreden.

De filmsnelheid bedroeg bij deze proeven ten minste 60 cm. in de seconde, bij welke snelheid de intensiteit van de lichtvlek op het fluoresceerende scherm van de oscillograaf nog voldoende was om een maximaal groote uitslag fotografisch te kunnen vastleggen. Door luidsprekercontrole werd eerst nagegaan of de activiteit van een reeks ontladingen, zooals o.a. door SMITH ⁽⁷³⁾ wordt opgegeven, gedurende tien minuten continu kan worden ontwikkeld, zoodat met een opname om de twee minuten kon worden volstaan. Inderdaad bleek dit bij een constante ontwikkeling van een zwakke contractie het geval te zijn. Bij één proefpersoon heb ik zelfs gedurende een half uur een reeks ontladingen in de m.biceps kunnen vervolgen. Wel bleek dat gedurende de laatste minuten de ontladingsfrequentie van een reeks als ook de regelmaat van ontlading veel minder worden. Vaak vallen dan één of meer unitontladingen uit, totdat tenslotte de unit-activiteit volledig verdwijnt, verschijnselen welke misschien op een impulsvermoeidheid wijzen. Interessant is in dit verband de waarneming dat, als de ontladingsfrequentie minder regelmatig begint te worden, vaak een in de buurt liggende inactieve motorunit invalt en de functie van de vermoeide unit overneemt, welke laatste op zijn beurt weer door een andere, soms ook door de eerste unit kan worden vervangen, een „rotation of activity” dus, welke reeds door FORBES ⁽³⁶⁾ op theoretische gronden werd verondersteld.

Door abductie van de m.abductor dig. V kon eveneens gedurende

lange tijd een reeks ontladingen worden vervolgd. Daar de proefpersoon door luidsprekercontrôle zich steeds over de unit-activiteit kon oriënteren, kon hij, bij een bepaalde stand van de pink, een gesondeerde reeks ontladingen naar willekeur in of uit laten vallen.

Wat de resultaten van dit onderzoek betreft kan worden medegedeeld, dat, bij een voldoende inachtname van de genoemde voorzorgen, bij luidsprekercontrôle nooit een timbreverandering van een reeks ontladingen kon worden waargenomen. Evenmin was dit het geval als de proefpersoon opdracht werd gegeven de spier te ontspannen: de motor-unitontladingen bleven zonder timbreverandering hierop plotseling achterwege.

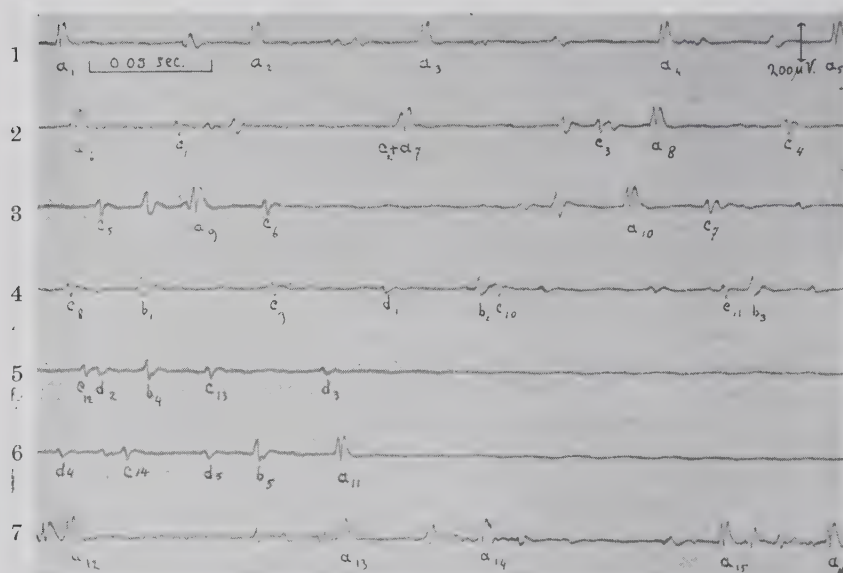


Fig. 28.

De curven van fig. 28, welke van de m. abductor dig. V werden opgenomen, illustreeren dit constante timbre in het gelijk blijven van de vorm van het complex a wel bijzonder duidelijk. Curve no. 1 werd opgenomen dadelijk nadat opdracht was gegeven een lichte abductiebeweging uit te voeren. Door het geringe aantal units bestaat er weinig kans op verwarrende interferentiebeelden: de vijf complexen a_1 — a_5 zijn volkomen aan elkaar gelijk. Nadat de activiteit van unit a gedurende drie minuten ononderbroken in de luidspreker hoorbaar was geweest werd curve no. 2 opgenomen: a_6 en a_8 hebben nog steeds dezelfde vorm als a_1 ; a_7 heeft een iets andere vorm hetgeen echter, in verband

met de ongeveer gelijke afstanden tot de complexen c_1 en c_3 , aan een interferentie met c_2 te wijten is. Curve no. 3 werd weer drie minuten later opgenomen: a_9 en a_{10} blijken nog steeds hun complex karakter te hebben behouden. Na acht minuten in de luidspreker hoorbaar te zijn geweest viel de activiteit van unit a vrij plotseling uit, zoodat bij registratie van curve no. 4, negen minuten na het begin, het complex a afwezig was. Hierna werd opdracht gegeven tot een volledige ontspanning wat één minuut later in curve no. 5 kon worden vastgelegd. De units b, c en d behielden tot en met het laatste actieve complex hun vorm constant. Curve no. 6 werd opgenomen toen nog een minuut later opdracht werd gegeven even voorzichtig te abduceeren en dadelijk hierna weer te adduceeren, waardoor alleen de gepubliceerde complexen even actief werden, waarbij behalve b_5 , c_{14} , d_4 , d_5 ook a_{11} weer aanwezig was. Dat de complexen b_1 tot b_4 van curve no. 4 en 5 geen veranderde a-complexen zijn wordt bewezen door het feit dat in curve no. 6 a_{11} en b_5 tegelijk aanwezig zijn. Het zeer geïsoleerde a_{11} , dat dus vijf minuten na a_{10} werd opgenomen, blijkt nog steeds dezelfde vorm te hebben. Ook in de, twee minuten later, bij een vrij sterke abductie opgenomen curve no. 7 blijken a_{12} tot a_{16} nog steeds dezelfde vorm als a_1 te bezitten, alleen a_{14} is iets anders, hetgeen evenwel in verband met het op dat moment betrekkelijk groote aantal actieve motor-units toch zeer waarschijnlijk aan interferentie moet worden toegeschreven.

De onderlinge vergelijking van de niet door interferentie gestoorde a-complexen leert, dat alleen geringe amplitudoverschillen zijn waar te nemen. In curve no. 1 b.v. is de eerste top van het a-complex steeds iets kleiner dan de tweede top, in curve no. 2 daarentegen is het eerste topje juist iets groter terwijl in de andere curven deze twee topjes vrijwel even groot zijn. Afgezien van deze zeer geringe verschillen blijkt de vorm van het a-complex dus verder gedurende de twaalf minuten van zijn activiteit, absoluut constant te zijn geweest, nooit werd b.v. een uitval van het tweede topje waargenomen, tevens blijkt dit topje het eerste steeds op een even groote afstand te volgen. Bovendien kan van het a-complex worden vastgesteld dat, wanneer na een langere pauze hetzelfde complex weer tevoorschijn komt, blijkt dat nog steeds dezelfde ontladingsvorm aanwezig is. In curve no. 6, waarin a_{11} bovendien nog wordt gevolgd door een lange pauze, komt dit zeer duidelijk voor den dag.

In verband met het wisselende interval van een reeks opeenvolgende nerveuze impulsen, blijkt uit de constante vorm van elk ontladingscomplex, waarbij het in zijn geheel opkomen en

verdwijnen van een complex treffende verschijnselen zijn, dat een dergelijk complex slechts aan de activiteit van één unit moet worden toegeschreven. Zouden desondanks toch nog meer units aan het complex ten grondslag liggen, dan zou uit de curven van fig. 28 volgen dat de betrokken voorhoornzellen zoo sterk van elkaar afhankelijk zijn, dat een geïsoleerde activiteit nooit mogelijk is, maar dat onafhankelijk van de contractieintensiteit slechts een zeer ver doorgevoerde synchronisatietendenz van deze cellen bestaanbaar is, welke tendenz zelfs bij de geringste spierspanning moet worden verondersteld.

Zooals we zoo dadelijk nog zullen zien, blijkt elke ontlading uit een regelmatige reeks spieractiestroommen een complex karakter te bezitten. Zou nu aan een complex een zoo ver doorgevoerde synchronisatie van de activiteit van de voorhoornzellen ten grondslag liggen, zoo zou ook in de neurogrammen van slechts enkele zenuwvezels hiervan iets zijn terug te vinden. Daar ik echter door het te sterke lampgeruis van de versterker in het algemeen geen behoorlijke neurogrammen kon registreeren, heb ik de gepubliceerde curven van ervaren onderzoekers als ADRIAN en vooral ook MATTHEWS, bestudeerd. Noch in de publicaties van de eerste, noch in die van de laatste onderzoeker, heb ik neurogrammen kunnen vinden, waarin bij geringe contractieintensiteit ontladingscomplexen waren aan te toonen, welke eenige overeenkomst met mijn spieractiestroombeelden bezitten.

Conclusie:

Om al deze redenen moet een reeks van regelmatig opeenvolgende ontladingscomplexen van dezelfde vorm, steeds aan de activiteit van slechts één enkele motor-unit, worden toegeschreven.

OVER DE BETEKENIS VAN DE POLYPHASICHE VORM VAN EEN¹. MOTOR-UNITONTLADING.

Bij de voorgaande proeven is mij bovendien opgevallen dat, in tegenstelling met het constant van vorm zijn van alle ontladingen van één en dezelfde reeks, bij vergelijking van de ontladingsbeelden van verschillende motor-units, deze nooit aan elkaar gelijk gevonden kunnen worden. Zoowel bij de mensch als bij het dier blijkt de vorm van ontlading van het contractiele deel van een motor-unit steeds met dat van een andere unit te verschillen, hetgeen door de staalkaart van fig. 29 duidelijk wordt geïllustreerd.

Zeer zelden worden ontladingen van een zuiver monophasisch

type aangetroffen. Diphasische motor-unitontladingen worden wel eens gezien, zijn echter toch vrij zeldzaam, terwijl nooit een zuiver diphasische unit-ontlading kan worden geregistreerd, waarvan de beide fasen precies aan elkaar gelijk zijn. Bij voldoende filmsnelheid

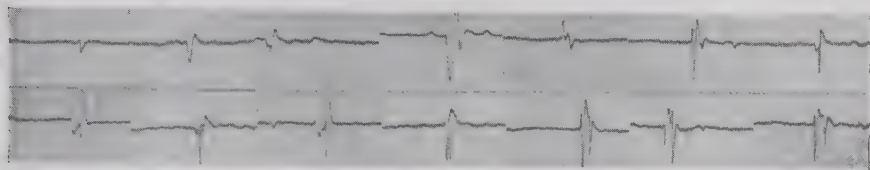


Fig. 29.

ziet men meestal een polyphasisch ontladingscomplex met twee of meer topjes ter weerszijden van de nullijn, waarvan de ontladingsduur des te geringer is, naarmate het ontladingscomplex minder samengesteld is.

Tracht men een verklaring te geven van het in den regel complexe karakter van een enkele motor-unitontlading dan begeeft men zich hiermee op een terrein waarop ruim een tiental jaren geleden door ADRIAN en LINDHARD (⁴⁷B) strijd werd gevoerd over het probleem of de bron van de bio-E.M.K. zich bij activiteit al of niet over de spiervezel verplaatst, welke strijd min of meer ten gunste van de opvatting van ADRIAN is beslist. Vrijwel algemeen neemt men tegenwoordig aan dat de actiepotentiaal in een spiervezel, evenals in een zenuwvezel, gebonden is aan het activiteitsproces en zich hiermee als een „propagated disturbance” over de vezel voortplant. LINDHARD vermoedde dat de plaats van de spanningsbron constant is, en beschouwde een diphasisch waargenomen actiepotentiaal als een potentiaalschommeling van de eindplaat, welke eerst een negatieve en vervolgens een positieve phase doorloopt. Zonder nu een direct bewijs voor de opvatting van ADRIAN te willen leveren, moet bij de veelvormigheid der unit-ontladingen wel eerst de vraag worden opgelost, of ook een, met het concentrisch electrodensysteem waargenomen, diphasisch actiestroombeeld beschouwd moet worden als een interferentieverschijnsel van een in wezen slechts monophasisch gebeuren, dat de vlak bij elkaar gelegen elektroden beurtelings passeert. Ter beantwoording van deze vraag gaan we uit van het klassieke voorbeeld van twee afleidings-electroden op één zenuw, waarover zich een „propagated disturbance” in één richting voortplant. Het verdient aanbeveling zich dit idee op de gebruikelijke wijze zoo algemeen mogelijk voor te stellen:

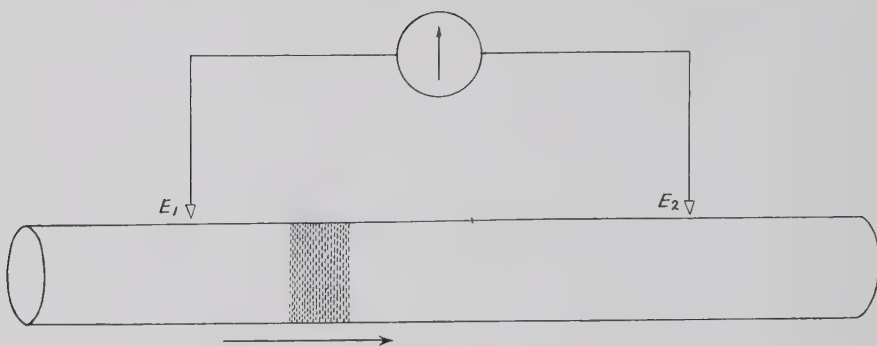


Fig. 30.

Neemt men nu met de membraanhypothese aan dat een actie-potentiaal als een tijdelijke depolarisatie van de, de zenuw- of spiervezel omhullende membraan is te beschouwen, dan kunnen we, daar elke afleidingselektrode ten opzichte van de polen van het bio-electrische element een zekere weerstand bezit, voor elk moment de plaats der afleidingselektroden in een brugschakeling weergeven:

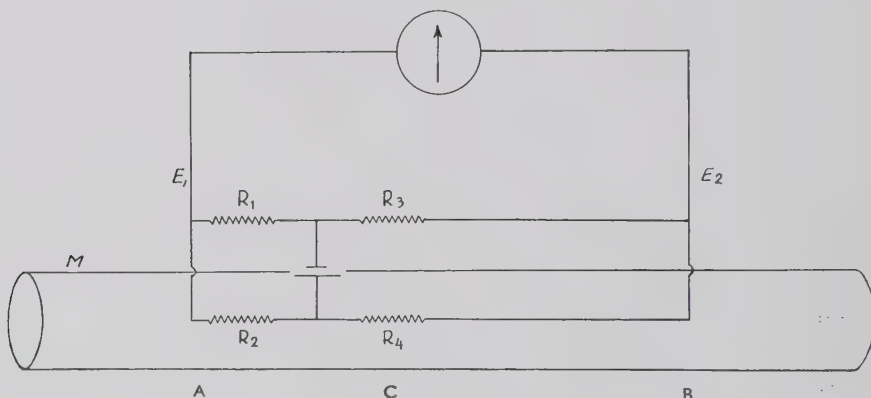


Fig. 31.

Bevindt de prikkelgolf zich bij A, dan zal R_1 als weerstand tusschen electrode, E_1 , en oppervlak der zenuwvezel bijna verwaarloosbaar klein zijn. R_2 is altijd vrij aanzienlijk daar deze bepaald wordt door de, de vezel omhullende membraan M. Evenzoo zal R_4 altijd grooter zijn dan R_3 . Als de afstand tusschen A en B eenige lengte heeft, zoo zal, als de bron zich bij A bevindt, R_3 niet zoo klein zijn ten opzichte van R_4 als R_1 ten opzichte van R_2 . Voor de prikkeltoestand in A geldt dus:

$$R_1 : R_2 < R_3 : R_4. \quad (\text{negatieve phase})$$

Als de prikkeltoestand halverwege tusschen A en B, in C is aangekomen is de brug in evenwicht en geldt:

$$R_1 : R_2 = R_3 : R_4. \quad (\text{geen uitslag})$$

En wanneer tenslotte de prikkeltoestand in B is gearriveerd geldt:

$$R_1 : R_2 > R_3 : R_4. \quad (\text{positieve phase})$$

Het voordeel van deze algemeene voorstelling van een brugschakeling door de vier weerstanden R_1 , R_2 , R_3 en R_4 , is dat we ons op dezelfde wijze ook kunnen voorstellen hoe een polyphasisch interferentiebeeld ontstaat als de „propagated disturbance” na B te hebben gepasseerd een punt D bereikt, waarvoor b.v. weer geldt:

$$R_1' : R_2' < R_3' : R_4'.$$

Hoe dit mogelijk zou kunnen zijn wordt eenigszins begrijpelijk als men bedenkt dat een ingewikkeld systeem van bindweefselschotten en electrolietoplossingen de weerstandsverhoudingen van het spierweefsel bepaalt.

Hoe ingewikkeld de weerstandsverhoudingen in een spier wel kunnen zijn blijkt uit het verrassende feit, dat de objectweerstand van het weefsel tusschen de zich vlak bij elkaar bevindende electroden van een concentrisch electrodensysteem soms zeer groot is. Bij de luidsprekercontrôle van de proeven vermeld op blz. 67 e.v., waarbij na elkaar direct van A-golf op motor-unitregistratie werd overgeschakeld, viel het op dat bij afleiding met de concentrische electrode de inductieve gevoeligheid van de versterker voor de netstoring, welke gevoeligheid ongeveer evenredig is met de Ohmsche weerstandswaarde van het object, soms grooter was dan bij plaatafleiding.

Bij dergelijke verhoudingen kan men zich voorstellen dat één enkele electrode niet zuiver van één bepaald punt van de vezel, maar door talrijke kortsluitbanen van verschillende vezelpunten als het ware multipolair afleidt.

Voor een nadere toelichting van het effect van een multipolaire electrode kan weer worden verwezen naar de afleiding van fig. 31.

De tweede uitslag van de galvanometer zal als een prikkel B passeert maximaal zijn als R_3 op dat moment ten opzichte van E_2 minimaal klein is. Wordt nu E_2 verplaatst, dan zullen ongetwijfeld weerstandsveranderingen optreden waardoor, voor een ander punt van de zenuwvezel, de minimale waarde voor R_3' bereikt wordt. Accepteeren we met ADRIAN, dat de negativiteitsgolf zich met een zekere snelheid over de zenuw- en spiervezel voortplant, zoo moeten wij eveneens aannemen dat deze negativiteitsgolf vroeger of later dan in B, dit punt passeert. Hieruit volgt dus dat bij multipolaire afleiding de

horizontale toppenafstand van de plaats der electroden afhankelijk moet zijn.

Om uit te maken of inderdaad een ontladingscomplex moet worden toegeschreven aan de ingewikkelde intramusculaire weerstandsverhoudingen, werd in een nieuwe serie proeven nagegaan, in hoeverre de horizontale toppenafstand in een complex van de stand der electroden afhankelijk is.

Wanneer men voldoende steriliteitsvoorzorgen in acht neemt, kan men, met de reeds op blz. 88 beschreven concentrische electrode, zeer goed de stand van de binnenelectrode wijzigen. Pakt men n.l. met een uitgekookt pincet de kerndraad even boven de bovenste naaldopening vast, dan is de punt van de kernelectrode 1—2 mm. in het spierweefsel door te schuiven. Door dit zoo millimeter na millimeter te herhalen, kan de onderlinge afstand van de electroden over een behoorlijke afstand worden gewijzigd. *)

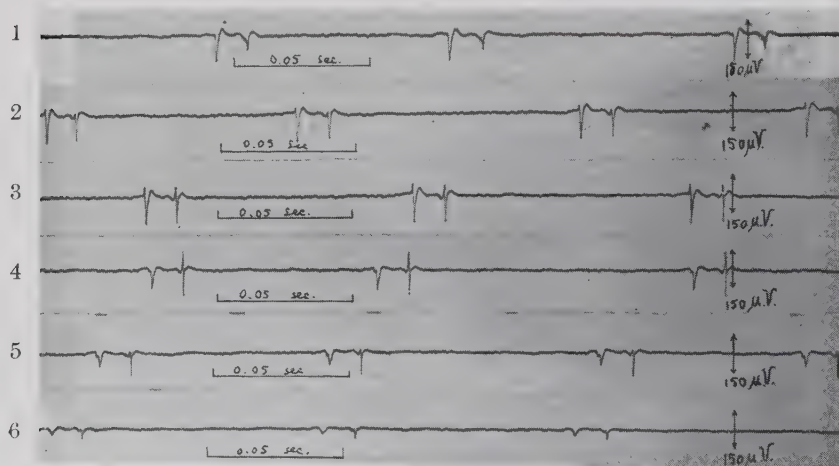


Fig. 32.

Het resultaat van een dergelijke proef is vastgelegd in de curven van fig. 32, waarin de activiteit van slechts één en wel een zeer langdurig ontladingscomplex door twee karakteristieke topjes is waar te nemen. Bij al deze opnamen bleef de stand van de naald, welke een hoek van 30° met de lengterichting van de bovenarm maakte,

*) Er moet nadrukkelijk op worden gewezen dat het bij de proeven op menschen niet geoorloofd is de kerndraad door de naald terug te trekken, dan n.l. bestaat de kans dat de kern op de scheef afgeslepen naaldpunt zou kunnen doorsnijden, waardoor een stukje kerndraad in het spierweefsel kan achterblijven.

constant. De kerndraad daarentegen werd bij elke volgende opname steeds twee millimeter in de lengterichting van de spiervezels doorgeschoven. De, bij een zeer nauwkeurig uitmeten, soms nog net waar te nemen verschillen zijn kleiner dan 0,001 sec. en blijken ook bij de ontladingen van één en dezelfde curve voor te komen en staan in geen enkel verband met de mate van doorschuiving welke maximaal 10 mm. bedroeg.

Hierdoor wordt het zeer waarschijnlijk dat deze wel zeer geringe, en onregelmatige verschillen niet door een verschil in afleidingsweerstand zijn veroorzaakt. In verband met de filmsnelheid van 70 cm. in de seconde is het niet denkbeeldig dat deze snelheid niet volmaakt constant is geweest. De beschreven apparatuur van het tijdsignaal bleek voor deze snelheid niet voldoende nauwkeurig te zijn.

Brengen we de snelheid, waarmee een contractiegolf zich over een spiervezel voortplant, in rekening, en schatten we deze met BERNSTEIN en HERMANN (⁴⁸) op ± 3 m. per sec., dan zou bij een elektrodenverplaatsing over een afstand van 10 mm. hierbij een variatie in de topafstand verwacht kunnen worden in de grootteorde van 0.003 sec.

Blijkens deze overwegingen wordt het dus wel zeer onlogisch om een polyphasisch ontladingscomplex te beschouwen als een gevolg van de wisselende weerstanden tusschen de afleidingselectroden en de punten van de spiervezels welke door een contractiegolf worden gepasseerd.

Bij deze proeven over het polyphasische ontladingscomplex viel mij nog een ander belangrijk verschijnsel op. Bij luidsprekercontrole kon ik, na doorschuiven van de kerndraad, een verandering in het timbre van een reeks ontladingen constateeren, en konden tenslotte van elke reeks de ontladingen met een polyphasisch karakter worden geregistreerd. Fig. 33 laat b.v. duidelijk zien hoe een eerst monofasisch ontladingscomplex van unit a bij elke mm. doorschuiven steeds meer en meer een samengesteld ontladingsbeeld aanneemt, waarvan de polyfasie het duidelijkst is, als de grootst mogelijke amplitudo wordt geregistreerd (curve no. 5). Bij nog verder doorschuiven worden de amplitudines weer kleiner en wordt de polyfasie weer minder duidelijk (curven no.'s 6 en 7). In curve no. 8 is unit a nog net met een diphasisch ontladingstype waar te nemen en het moet niet worden verward met het ontladingsbeeld van unit b dat reeds in curve no. 6 en 7 waarneembaar is. Bij herhaling van deze proef bleek mij overduidelijk dat welke vorm een motor-unitontlading bij de mensch of bij het konijn ook mag bezitten, hetzij mono-, di-, of polyphasisch, steeds kan, na eenige zoeken met de verschuifbare electrode in de

spier, tenslotte van elke motor-unitontlading een polyphasisch ontladingstype worden geregistreerd.

Vraagt men zich af, welke andere verklaringen nu nog in aanmerking

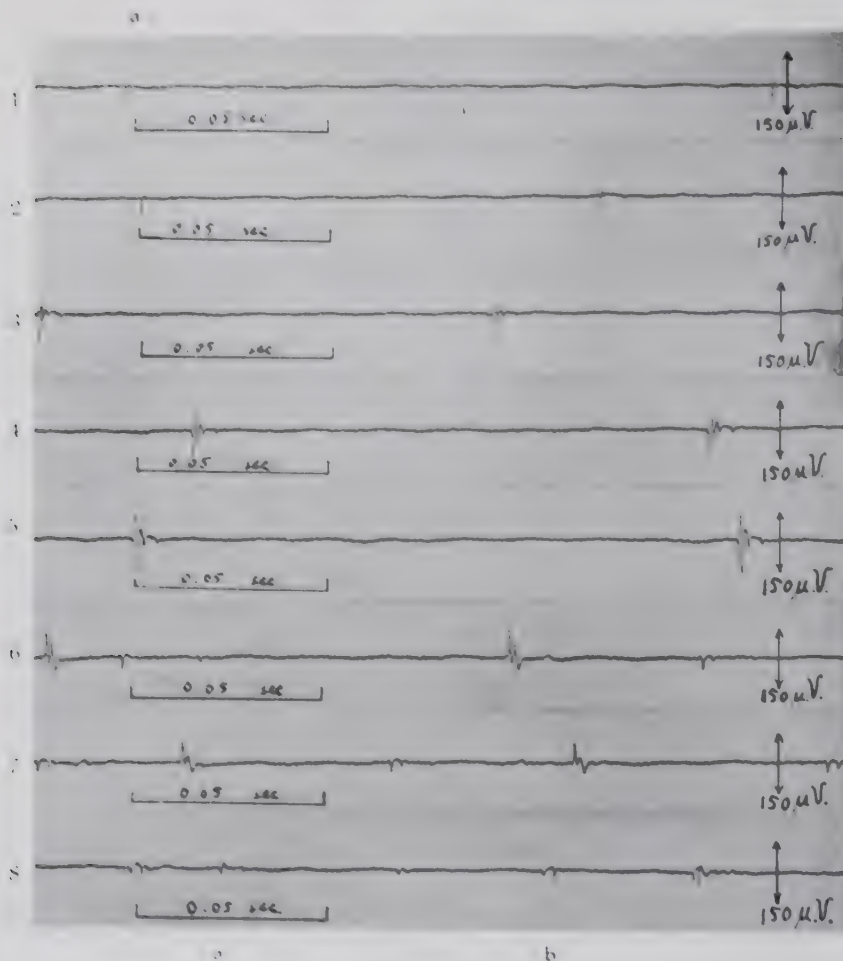


Fig. 33.

kunnen komen om het polyphasische ontladingscomplex te begrijpen, dan blijven nog twee mogelijkheden over. In de eerste plaats zou het mogelijk kunnen zijn dat een ascylander reeds op een nog ver van de spier verwijderde plaats zich in een aantal fijnere vertakkingen met verschillende doorsneden splitst, waarin de nerveuze impulsen zich met verschillende snelheden voortplanten. Deze mogelijkheid komt echter te vervallen, daar reeds is opgemerkt dat men in de neurogrammen van zenuwen waarbij een partieele doorsnijding is

toegepast nog nimmer reeksen van ontladingen met een polyphasische vorm heeft gevonden.

Per exclusionem heb ik de verklaring gezocht in een verschil in de latente perioden, waardoor, na een nerveuze impuls, de diverse spiervezeltjes van een motor-unit niet volkomen gelijktijdig in actie komen. Deze opvatting wordt gesteund door een met behulp van de kathodestraaloscillograaf verricht onderzoek van ROSENBLUETH (71), die, na prikkeling van de n.facialis met een enkele inductieslag, vond dat hierop de spiervezels van de m. auriculolabialis niet absoluut gelijktijdig reageeren. Door een zekere „temporal dispersion” zouden sommige spiervezels pas dan hun elektrische activiteit produceren, als de ontladingen van andere vezels reeds zijn afgelopen. Deze „temporal dispersion” schrijft ROSENBLUETH toe aan een ongelijk snelle vorming van het acetylcholine in de diverse spiervezels. Wat ook de nadere verklaring mag zijn, de opvatting dat deze „temporal dispersion” ook voor de spiervezeltjes van één motor-unit geldt, verklaart op ongedwongen wijze het polyphasische ontladingsbeeld hiervan.

Hoewel waarschijnlijk is gemaakt, dat het principe van de brugschakeling het polyphasische beeld niet kan verklaren, toch moeten wij wel aannemen dat tusschen de twee afleidingselectroden en de twee polen van een biologische spanningsbron wel steeds de vier ongelijk groote weerstanden aanwezig zijn, welke met elkaar de brugschakeling van fig. 31 vormen, in welke schakeling de verhouding van de vier weerstanden voor elke spiervezel een andere is, waardoor de voorwaarden om de elektrische activiteit van één vezel met zoo groot mogelijke amplitudo te registreeren, steeds wisselend zijn. Dit verklaart in de eerste plaats waarom bij een bepaalde elektrodenstand de amplitudines der toppen van een complex niet absoluut evengroot zijn, en tevens is in te zien, dat de onderlinge verhouding van de amplitudines bij elke nieuwe elektrodenstand wordt gewijzigd. Ook is begrijpelijk waarom zoowel naar boven als naar beneden gerichte toppen in het complex voorkomen: voor de eene spiervezel zijn de weerstandsverhoudingen zoodanig dat b.v. steeds een positieve top wordt geregistreerd, terwijl deze verhoudingen voor een andere spiervezel van het complex bij dezelfde elektrodenstand juist een negatieve top doen ontstaan. Deze opvatting wordt bevestigd door het feit dat, na doorschuiving van één electrode, het mij soms is mogen gelukken enkele, b.v. naar beneden gerichte topjes in naar boven gerichte te doen omslaan, waarbij andere topjes van het complex hun oorspronkelijke richting behielden. Teekenen we van curve no. 1 van fig. 34 voor de duidelijkheid het derde, niet met unit b inter-

fereerende, ontladingscomplex van unit a sterk vergroot na, dan krijgen we in a_3 een beeld waarin de topjes o, p, q, r, s en t, duidelijk zijn te herkennen. Na doorschuiven blijkt op deze wijze dat in a_5 alleen de topjes q en t hun teeken en amplitudo ongeveer constant hebben gehouden, de andere topjes zijn òf alleen van amplitudo (p) òf boven-

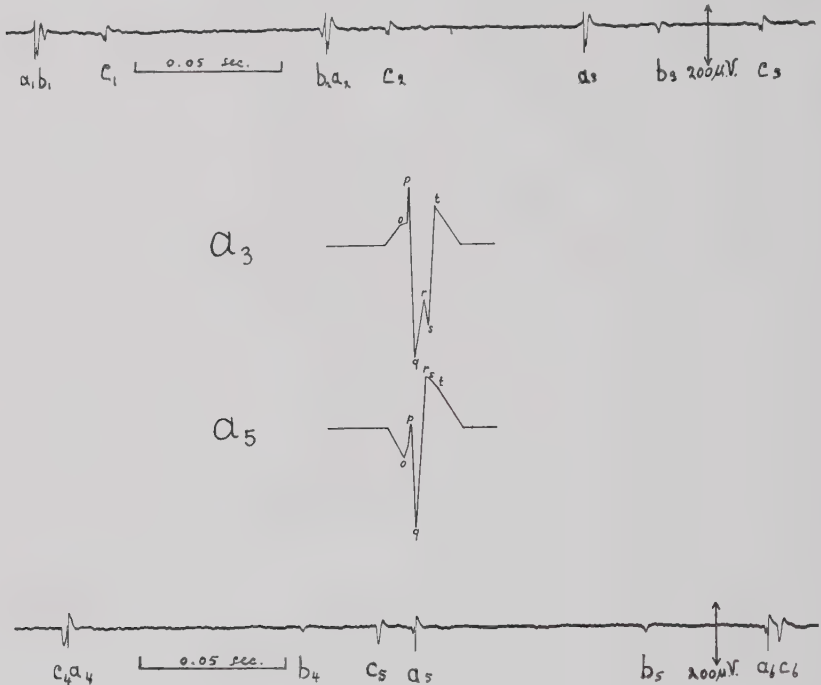


Fig. 34.

dien ook van teeken (o, r en s) veranderd. Vergelijken we op dezelfde wijze de ontladingscomplexen van unit c zoo is hierbij eveneens iets dergelijks waar te nemen.

Het feit dat de polyphasie het duidelijkst is als de grootst mogelijke amplitudines van een ontladingscomplex worden geregistreerd, is in goede overeenstemming met de aangenomen niet absoluut gelijktijdige activiteit der spiervezels, welke het contractiele deel van een motor-unit uitmaken. De grootste amplitudines zullen immers dan worden geregistreerd als de weerstanden tusschen de diverse spiervezels en de afleidingselectroden zoo gering mogelijk zijn, hetgeen zeer waarschijnlijk het geval is, als het afleidingssysteem zich ongeveer midden in een dergelijke groep spiervezels bevindt, waardoor de meest gunstige situatie is geschapen om stroomlussen van een zoo groot mogelijk aantal vezels te registreren.

Deze opvatting brengt echter een bepaalde consequentie met zich mede omtrent de hier heerscheude histologische verhoudingen: men kan zich n.l. voorstellen dat bij de concentrische electrode de electroden zoo dicht bij elkaar kunnen liggen dat in de peripherie van een motor-unit slechts van een beperkt aantal spiervezeltjes de actiestroomen worden afgeleid. Daar nu bij sterker wordende contracties het beeld van één enkele unit-ontlading niet van vorm verandert, wel echter de electriche activiteit van andere, nieuw invallende, units wordt geregistreerd, moeten we wel aannemen, dat de afleidingsvoorwaarden voor deze nieuwe spiervezels gunstiger zijn, hetgeen zeer waarschijnlijk aan een geringere afstand van deze vezels tot het electrodensysteem moet worden toegeschreven. Wanneer dus histologisch mocht blijken dat de vezels van de diverse units als een vlechtwerk door elkaar liggen, zoo zou dit feit in verband met de electriche verschijnselen als een bewijs kunnen gelden voor het polyphasische karakter van een motor-unitontlading.

Conclusie:

De hier genoemde feiten wijzen er op dat het polyphasische ontladingscomplex van elke motor-unit zeer waarschijnlijk moet worden verklaard door een niet absoluut gelijktijdig ontladen van de spiervezeltjes welke het contractiele deel van een motor-unit opbouwen.

IS HET E.M.G. VAN EEN ACTIEVE SPIER WEL VOLKOMEN CONGRUENT MET HET ELECTRONEUROGRAM VAN DE INNERVEERENDE ZENUW?

GASSER en NEWCOMER ⁽⁴⁴⁾ konden, door gelijktijdige registratie van het neurogram van de n.phrenicus en het myogram van het diaphragma, bij deze twee electrogrammen een treffende overeenkomst in vorm aantoonen. Op grond van deze proeven zou men de door WACHHOLDER ⁽⁸⁰⁾ gevonden verschillen tusschen de E.M.-Grammen, welke met behulp van twee paar naalelectroden van verschillende spierpartijen van één en dezelfde spier gelijktijdig zijn geregistreerd, aan een verschil in innervatie kunnen toeschrijven. Anderzijds zou men de gevonden verschillen in verband kunnen brengen met de plaats der afleidingselectroden, waarvan is aangetoond, dat deze plaats de, van één bepaalde spanningsbron afgeleide, stroomvorm bepaalt. Bovendien is aangetoond dat bij de monophasische „propagated disturbance” van één zenuwvezel een geheel apart polyphasisch ontladingscomplex van de geïnnerveerde spiervezels, behoort. Op

grond van deze overwegingen is het dus bijna ondenkbaar dat het interferentiebeeld van alle actieve spiervezels, het myogram, volkomen congruent zou zijn met dat van alle zenuwvezels, het neurogram.

Dat GASSER en NEWCOMER desondanks wel een groote mate van overeenkomst konden aantonen wordt eenigszins begrijpelijk, als we bedenken dat zoowel door interferentie van het groote aantal ontladingen, als door de traagheid van het gebruikte registratie-instrument (snaargalvanometer) de kleinere verschillen min of meer worden gemaskeerd. Ook zou nog mogelijk kunnen zijn dat het diaphragma toevallig een spier is, waarbij de spiervezels van één motor-unit zonder een „temporal dispersion” op één prikkel van de bijbehorende zenuwvezel reageeren. Uit fig. 25 blijkt echter dat de actiestroommen van de units a en c van het diaphragma wel degelijk een polyphasisch ontladingstype bezitten, zoodat deze laatste veronderstelling zeker onjuist moet worden geacht.

Bij de uitvoering van de proeven van GASSER en NEWCOMER dienen we vooral goed na te gaan of de door hen gevonden resultaten niet aan een kunstproduct moeten worden toegeschreven. Hierop bestaat n.l. groote kans wanneer wij o.a. met behulp van een versterker meer bio-electrische potentialen van een object registreren. Om dit goed te kunnen begrijpen, bedenken wij weer dat twee afleidings-electroden ten opzichte van de polen van één bepaalde bio-electrische weefsel-E.M.K. steeds met de weerstanden van dit weefsel een bepaalde brugschakeling vormen. Op welke punten van het physiologische object zich deze electroden nu ook mogen bevinden, steeds blijft een dergelijke brugschakeling denkbaar. Beschikt men over een registratie-apparatuur van voldoende gevoeligheid zoo zal, daar de brug praktisch nooit in evenwicht is, steeds een bepaalde stroomlis van de bio-E.M.K. registreerbaar zijn. Principeel is dit idee voor de spieractiestroommen die van de bijbehorende zenuw dus door het schema van fig. 35 voor te stellen.

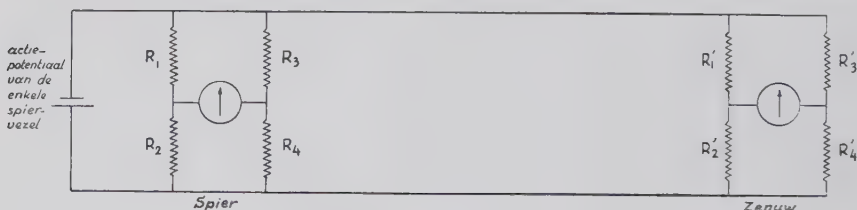
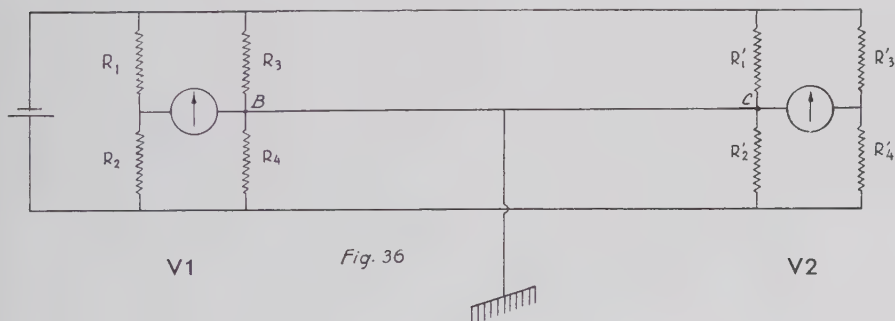


Fig. 35.

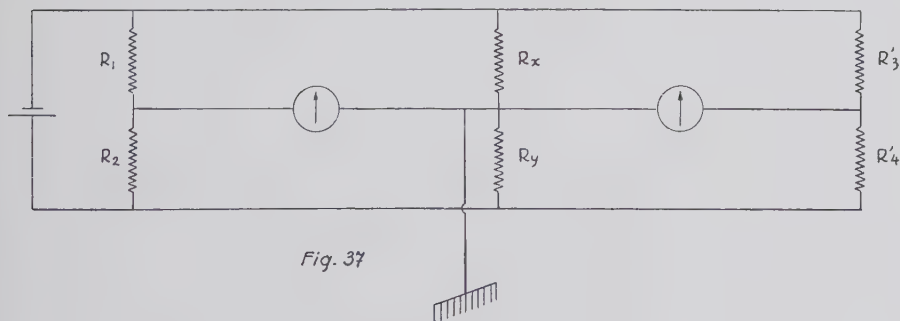
Worden nu, zooals bij de proeven van GASSER en NEWCOMER, de op de n.phrenicus geplaatste afleideselectroden naar een versterker van groote gevoeligheid gebracht, zoo is het dus theoretisch mogelijk

dat de actiestroomen, welke in werkelijkheid in het diaphragma zijn ontstaan, evenals de stroomlussen van het E.C.G., toch door deze versterker worden geregistreerd. Dit „neurogram van de n.phrenicus” zal niet veel verschil vertoonen met het myogram, dat door een directe afleiding van het diaphragma, met behulp van een snaargalvanometer zonder versterking, is verkregen. In fig. 35 hangt het nu maar van de absolute waarden van R_1' , R_2' , R_3' en R_4' af in hoeverre de potentiaal van de op deze wijze te verklaren stoorspanning grooter of kleiner is dan een potentiaal welke inderdaad op de plaats van afleiding is ontstaan (i.c. het werkelijke neurogram).

Absoluut onvermijdelijk zijn deze stoorspanningen als van elk paar afleidingselectroden er één geaard is, waardoor uit den aard der zaak buiten het physiologische object om een kortsluiting ontstaat, hetgeen in het schema van fig. 36 door BC wordt weergegeven.



In dit geval n.l. staat R_3 parallel aan R_1' en R_4 parallel aan R_2' , waardoor vervangingsweerstand R_x en R_y berekend kunnen worden uit $\frac{1}{R_x} = \frac{1}{R_3} + \frac{1}{R_1'}$, en $\frac{1}{R_y} = \frac{1}{R_4} + \frac{1}{R_2'}$, waardoor het vervangingsschema nu als volgt te tekenen is:



Daar nu uit bovenstaande formules kan blijken dat R_x kleiner dan R_1' en R_y kleiner dan R_2' is, zoo zal het door V_2 aantoonbare potentiaalverschil van de storende E.M.K. door de kortsluiting BC van fig. 36 veel grooter zijn dan zonder deze kortsluiting. Deze stoorspanning kan eventueel dezelfde orde van grootte bereiken als de potentiaal welke door V_1 met de electroden dicht bij de spanningsbron kan worden afgeleid.

Dat bij het gebruik van twee gearde versterkers een groote kans op dergelijke kunstproducten bestaat, wordt door de curven van fig. 38 duidelijk geïllustreerd. De opname van deze curven werd als volgt uitgevoerd: bij een proefpersoon werd zoowel in de linker- als in de rechterarm een concentrisch electrodensysteem in de m.biceps aangebracht. Elk systeem was op een aparte versterker elk met een afzonderlijke voeding en kathodestraaloscillograaf zoodanig aangesloten dat de mantel van de naald steeds in directe verbinding stond met de gearde kathodeleiding. Door de gemeenschappelijke aardleiding waren dus deze twee mantels kortgesloten.

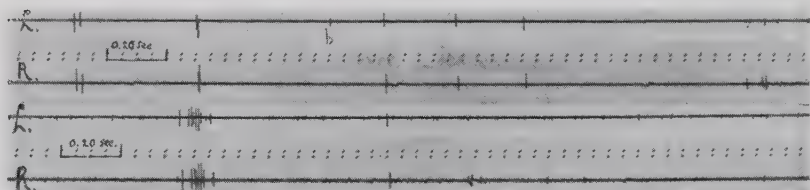


Fig. 38.

De proef werd nu zoo uitgevoerd, dat in het begin beide armen eerst volkomen waren ontspannen. Werd vervolgens door de rechterarm een geringe supinatiebeweging uitgevoerd, dan bleek dat in beide oscillogrammen dezelfde unit-ontladingen als elkanders spiegelbeeld werden geregistreerd. Opmerkelijk is dat in deze curven wel de stoorspanning van de rechterarm in het oscillogram van de linkerarm is waar te nemen, omgekeerd echter weinig stoorspanning van de linkerarm in het oscillogram van de rechterarm (vgl. b.v. ontleding b). Blijkbaar zijn zoowel de absolute weerstandswaarden als de verhouding van deze in de brugschakeling ten opzichte van de polen van een storende spanningsbron in de linkerarm te ongunstig om door de afleiding van de rechterarm te worden geregistreerd.

In verband met hetgeen over de vormafhankelijkheid van een ont-ladingscomplex van de electrodenstand is medegedeeld, is het bijna ondenkbaar de door beide versterkers geregistreerde actiestroom van

dezelfde vorm toe te schrijven aan potentialen, welke zoowel in de rechter- als ook in de linkerarm zijn ontstaan, hetgeen in overeenstemming is met de uitvoering van de proef, waarbij alleen in de rechterarm een spanning werd ontwikkeld. Bij de door GASSER en NEWCOMER gevolgde techniek werden de actiestroomen van de n.phrenicus met een geaarde versterker geregistreerd, de actiestroomen van het diaphragma alleen met een snaargalvanometer zonder voorafgaande versterking. In hun publicatie staat echter niet vermeld of één der aansluitklemmen van de galvanometer eveneens was geaard, iets wat met het oog op de algemeene stabiliteit wel eens wordt toegepast. Ook al was deze laatste aardleiding niet aangebracht zoo blijft het op grond van fig. 35 mogelijk dat bij afleiding van de zenuw toch nog actiestroomen van de verzorgde spier werden geregistreerd, welke veronderstelling door de in hun phrenicogrammen ook nog duidelijk waar te nemen elektrische activiteit van de nog verder verwijderde hartspier wordt gesteund.

Ook volgens FORBES en BARBEAU (38) is het niet altijd geoorloofd de actiestroombron op de plaats van afleiding te localiseeren. Door kunstmatige prikkeling konden deze onderzoekers met zekerheid alleen in de m.tibialis anticus van een kat actiestroomen opwekken, waarvan stroomlissen met een behoorlijke amplitudo nog in de m.gastronemius waren te registreeren. Deze mededeeling maakt het eenigszins begrijpelijk hoe WACHHOLDER bij dubbele afleiding van één en dezelfde spier bij uitzondering soms bijna gelijkvormige actiestroombeelden kon vastleggen. Uit de publicatie van WACHHOLDER is niet te concludeeren of bij deze zeldzame gevallen de registratie van een kunstproduct, als gevolg van een onvoldoend selectieve afleiding, met volkomen zekerheid kan worden uitgesloten. Bovendien moet er nogmaals op worden gewezen dat de vorm van het ontladingsbeeld van een motor-unit afhankelijk is van de plaats der afleidingselectroden, waardoor de vorm van het E.M.G. van een geheele spier eveneens van de plaats der elektroden afhankelijk moet zijn. Hoewel bij actiestroomregistratie van een groot aantal actieve motor-units de fijnere verschillen door interferentie min of meer verdoezeld zullen worden, toch rechtvaardigen deze overwegingen een twijfel aan de methode van WACHHOLDER, om, op grond van het al of niet gelijk zijn van gelijktijdig geregistreerde actiestroombeelden van verschillende gedeelten van één en dezelfde spier, conclusies te trekken omtrent de innervatie van deze spierpartijen.

Conclusies:

1e. Bij gelijktijdige registratie van verschillende bio-E.M.Krachten afkomstig van één en hetzelfde biologische object, vrage men

zich af op welke plaats de geregistreerde potentialen zijn ontstaan.

2e. Het is zeer onwaarschijnlijk dat het E.M.G. van een actieve spier volkomen congruent is met het electroneurogram van de innerveerende zenuw.

3e. Het is onjuist om, op grond van E.M.Grammen, welke met naaldelectroden gelijktijdig van verschillende spierpartijen worden opgenomen, conclusies te trekken omtrent de verhoudingen in de innervatie.

HOOFDSTUK VI.

OVER DE INVLOED VAN AFKOELING OP DE VORM VAN HET E.M.G.

Het E.M.G. van de geheele spier, dat met een zoo onselectief mogelijk electrodensysteem (plaatselectroden) is te verkrijgen, kan o.a. in verband met de resultaten van de hier verrichte onderzoekingen worden beschouwd als de algebraïsche som van de electriche verschijnselen der functioneele eenheden waaruit de spier is opgebouwd. Het blijkt echter niet eenvoudig te zijn om uit de bekende gegevens het verschijnsel der A-golven te verklaren. Weliswaar is de centrale activiteit van de voorhoornzellen van fundamenteele beteekenis; zij bepaalt immers zoowel het aantal actieve motor-units, als de ontladingsfrequentie van elke unit afzonderlijk, echter is uit de verrichte proefnemingen vrij duidelijk geworden dat we ter verklaring van het „Piper-rythme” geen synchronisatietendenz van de voorhoornzellen mogen accepteren.

O.a. in verband met het feit dat de ontladingen van de contractiele gedeelten der motor-units zich tenslotte in de peripherie afspelen, kan men, alvorens naar andere centrale oorzaken te zoeken, zich afvragen of de verklaring van de A-golven misschien in een bepaalde constellatie der periphere voorwaarden, waaronder de actiestroomen van de verschillende units tot stand komen, gezocht moet worden.

Eén van de oudste hulpmiddelen om na te gaan welk aandeel de peripherie en welk aandeel de centra hebben in het tot stand komen van het E.M.G., is de plaatselijke afkoeling. Volgens FORBES en RAPPLEY zou men, met behulp van deze methode in het E.M.G. een toename der amplitudines kunnen provoceeren. Eventueel zou men deze toename in verband kunnen brengen met de toename welke men bij toenemende contractie-intensiteit kan waarnemen. Op grond van deze analogie zou men met DUSSE DE BARENNE en RICHTER ⁽⁷⁰⁾ de van de spier afkomstige centripetale impulsen verantwoordelijk kunnen stellen voor de synchrone activiteit van de voorhoornzellen. Alvorens men uit dit blijkbaar analoge verschijnsel conclusies trekt, dient men echter eerst na te gaan in hoeverre deze

invloeden de amplitudo van het ontladingscomplex van één motor-unit kunnen beïnvloeden. Pas wanneer gebleken is, dat nòch de temperatuur nòch de intensiteit van contractie de vorm van dit complex kunnen beïnvloeden, is men gerechtigd de bovengenoemde veronderstelling in discussie te brengen. Naar aanleiding van deze overwegingen heb ik met behulp van de meer moderne techniek getracht de verschijnselen te bestudeeren, welke na periphere afkoeling, zoowel in het E.M.G. van een geheele spier als in dat van een enkele motor-unit, optreden.

FORBES en RAPPLEY lieten de onderarmflexoren spanning ontwikkelen door middel van een dynamograaf. Aan deze methode is evenwel het nadeel verbonden dat hierbij de mogelijkheid bestaat dat tijdens een proef de te ontwikkelen spierspanning niet altijd even constant blijft. In verband met de groote stugheid van de dynamometerveer kan deze laatste bij onoplettendheid in de hand van de proefpersoon kleine bewegingen uitvoeren, welke met reeds aanzienlijke spanningsschommelingen overeen kunnen komen. Deze complicatie dacht ik te kunnen verminderen door, in plaats van een dynamograaf, de proefpersoon een T-vormig handvat achter de gekromde vingers in de hand te geven. Aan dit T-stuk was een horizontaal koord verbonden dat op de rand van een tafel over een katrolletje liep, zoodat aan het vrij neerhangende einde een gewicht kon worden bevestigd. Op deze wijze kon een vrijwel constante spierspanning worden ontwikkeld.

Bij de eerste afkoelingsproeven werd afgeleid met twee plaatvormige electroden ($2\frac{1}{2} \times 3\frac{1}{2}$ cm.) van Berlijnsch zilver. Ter reductie van de objectweerstand werd van te voren op de afleidingsplaatsen een kleine huidpunctie verricht, waarna wat gesteriliseerde „Eigapasta” verder een innig contact tusschen huid en electrode kon verzekeren.

De electrode, welke werd aangesloten op het rooster van de eerste lamp, werd aangelegd vlak boven de spierbuik van de m.flexor carpi radialis. De andere electrode werd aan de volaire zijde van de onderarm ter hoogte van de pols bevestigd.

Bij de latere proeven, waarbij de spieractiestroomen werden geregistreerd als de afgekoelde arm zich nog in het koelwater bevond, werd gebruik gemaakt van een waterdichte electrode van de constructie, aangegeven in fig. 39.

Werd de laatste methodiek gevolgd, dan werd de polselectrode vervangen door een koolstaaf welke zich in het koelwater bevond, dat, behalve op de plaats der waterdichte electrode, contact maakte met het huidoppervlak van de geheele onderarm.

Om een behoorlijke afkoeling te kunnen bereiken lieten FORBES en RAPPLEY hun proefpersoon dadelijk de arm in water van 5°C . brengen. Daar dit evenwel buitengewoon onaangename sensaties opwekt, geven deze onderzoekers aan de arm af en toe even uit het water terug te trekken, waardoor behalve de koudesensatie vooral de pijn sterk zou verminderen. Deze methode is echter toch nog onaangenamer dan de manier van afkoelen welke bij het hier verrichte onderzoek werd gevolgd. Hierbij werd n.l. de arm eerst in een waterbad

- a = emaille draad (0.25 mm.)
- b = ventielslang
- c = stevige kern (Berl. zilver)
nauwsluitend in
- d = buisje trolituul
+ plaatje celluloid
- e = waterdicht pleister („Wet-Pruf“)
- f = huid
- g = gesteriliseerde Eiga-pasta
- h = huidpunctie

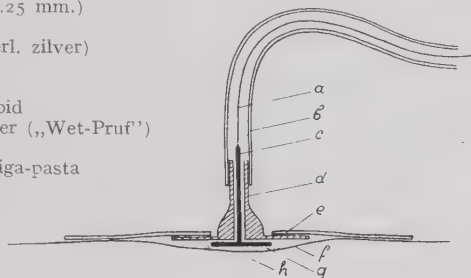


Fig. 39.

van kamertemperatuur gebracht; door successievelijk stukjes ijs toe te voegen en het water gedeeltelijk weg te hevelen kon het koelwater langzaam in temperatuur dalen. Was op deze wijze na tien minuten eenmaal een temperatuur van $\pm 5^{\circ}\text{C}$. bereikt, dan kon deze temperatuur de volgende tien minuten nog goed worden verdragen. Was de onderarm voldoende afgekoeld, dan werd bij de eerste proeven de arm uit het koelwater teruggetrokken en goed afgedroogd waarna de electroden werden aangelegd, handgrepen welke, hoewel zoo snel mogelijk uitgevoerd, tenminste vier minuten in beslag namen, in welke tijd natuurlijk de kans bestond dat een gedeelte van het afkoelingseffect verloren ging.

De curven, no.'s 1, 2 en 3 van fig. 40, werden opgenomen bij een niet maximale, constant ontwikkelde belasting van 15 kg. Curve no. 1 toont het E.M.G. voordat nog eenige afkoeling had plaatsgevonden bij een kamertemperatuur van 18°C . Curve no. 2 werd opgenomen zes minuten nadat met de langzame afkoeling was begonnen en het koelwater een temperatuur van 10°C . had bereikt. Gedurende de volgende vijftien minuten werd verder langzaam afgekoeld totdat een temperatuur van 5°C . was bereikt, welke temperatuur nog gedurende tien minuten werd verdragen, waarna curve no. 3 werd opgenomen. Zooals FORBES en RAPPLEY reeds vonden, leert ook de onderlinge

vergelijking van deze drie curven, dat zoowel een toename van de amplitudo, als een afname van de frequentie der grootere golven optreedt, terwijl het meer gladde verloop der twee laatste curven duidt op het verdwijnen van de „wavelets”, waarop Miss BUCHANAN

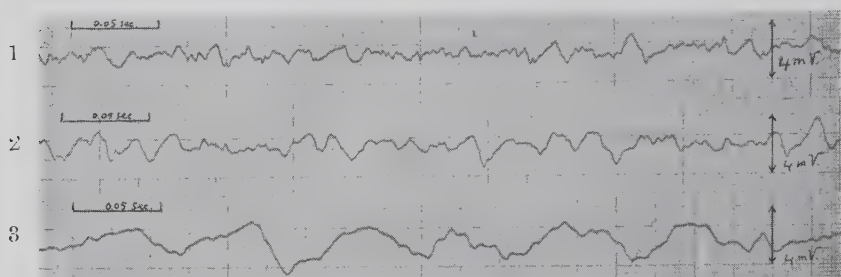


Fig. 40.

reeds heeft gewezen. De afname van de frequentie der „waves” (A-golven), welke zij slechts bij centrale afkoeling kon vinden, blijkt dus ook bij periphere afkoeling op te treden. Naarmate langer werd afgekoeld bleken deze verschijnselen duidelijker te worden. Deze proef werd bij drie proefpersonen herhaald, waarbij de genoemde verschijnselen steeds zeer goed konden worden geconstateerd. Om nu de mogelijkheid te scheppen de waargenomen verschijnselen bij proefdieren verder te kunnen analyseeren, werd eerst getracht overeenkomstige verschijnselen bij het konijn aan te toonen. Hierbij deed zich echter de moeilijkheid weer voor dat het ondoenlijk is om een konijn een bepaalde constante spanning willekeurig te laten ontwikkelen. Daar evenwel in één van de achterpooten van een konijn een myotatische reflex is op te wekken, kon van de afgeleide actie-stroomen worden verwacht dat hierbij na afkoeling overeenkomstige verschijnselen zouden optreden, zooals deze reeds bij de mensch waren vastgesteld.

In plaats van plaalectroden op de spier, waarvoor, gezien de geringe afmetingen van de konijnenpoot, weinig plaats was, werd het E.M.G. van de m. soleus afgeleid met een tweetal electroden in de vorm van twee dunne geëmailleerde koperdraadjes waarvan de isoleerende mantel, over de korte afstand welke intramusculair kwam te liggen, was afgekrabd.

Bij deze proeven werden de bedekkende weefsels weggepraepareerd en werd de spier extra goed gekoeld, door deze laatste steeds in dezelfde houding gestrekt te houden en met een fijn straaltje koelwater van

$\pm 5^{\circ}$ C. gedurende tien minuten aan alle kanten te omspoelen. Daar de afleidingselectroden tijdens het koelen op hun plaats bleven zitten, kon tijdens de afkoeling het E.M.G. worden geregistreerd.

Een voorbeeld van de invloed van periphäre afkoeling op de vorm der actiestroomën van de m. soleus wordt weergegeven in fig. 41. Curve no. 1 stelt het E.M.G. voor bij normale kamertemperatuur. Na tien minuten op de bovengenoemde wijze te hebben afgekoeld

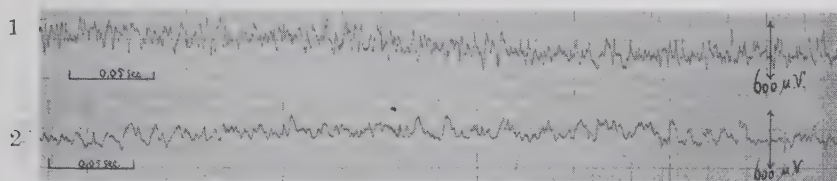


Fig. 41.

werd curve no. 2 opgenomen. Vergelijking van de curven no.'s 1 en 2 laat zien hoe na afkoeling de „wavelets” in het E.M.G. verdwijnen, terwijl de frequentie van de A-golven („waves”) eveneens geringer wordt. In tegenstelling met de resultaten van de afkoelingsproeven bij de mensch, blijken deze verschijnselen bij het konijn echter geen toename van de amplitudines met zich mede te brengen. Afgezien van dit laatste blijken de proefresultaten in het algemeen dus vrij goed met de door FORBES en RAPPLEY waargenomen verschijnselen overeen te stemmen.

Voor de verdere analyse van deze verschijnselen was ik verplicht na te gaan in hoeverre afkoeling van de spier de vorm van een enkel motor-unitontladingscomplex kan beïnvloeden. In verband met de lange duur van deze afkoelingsproeven bleek de uitvoering bij het konijn op ernstige moeilijkheden te stuiten. In de eerste plaats is het bij dit dier niet goed mogelijk om door middel van een myotatische reflex de zelfde motor-unit gedurende een half uur actief te houden. Bovendien is bij een zoo lange duur van de proef de kans op spartelen nooit geheel te vermijden. Door deze heftige bewegingen kan gemakkelijk een verschuiving van de elektroden optreden, hetgeen, zooals we reeds hebben gezien, een vormverandering van het complex ten gevolge kan hebben. Genarcotiseerde dieren komen, door de bij narcose snel optredende adaptatie aan de strekprikkel, niet in aanmerking. Hoewel de ontladingen van één motor-unit dus moeilijk gedurende een lange tijd zijn te vervolgen is dit van een aantal motor-units echter wel mogelijk. Door gebruik te maken van de doorschuifbare concen-

trische electrode kan men op een dusdanig gering aantal actieve units instellen, dat een elektrische spanningssommatie der ontladingscomplexen hierbij grootendeels wordt vermeden.

Bij curve no. 1 van fig. 42 was de m. soleus van een konijn nog niet afgekoeld. Vooral hier is duidelijk te zien dat de motor-unitontladingen zich als scherpe en smalle ontladingstopjes karakteriseren; ook door de luidspreker wordt dit als een scherp klinkend geknetter weer-

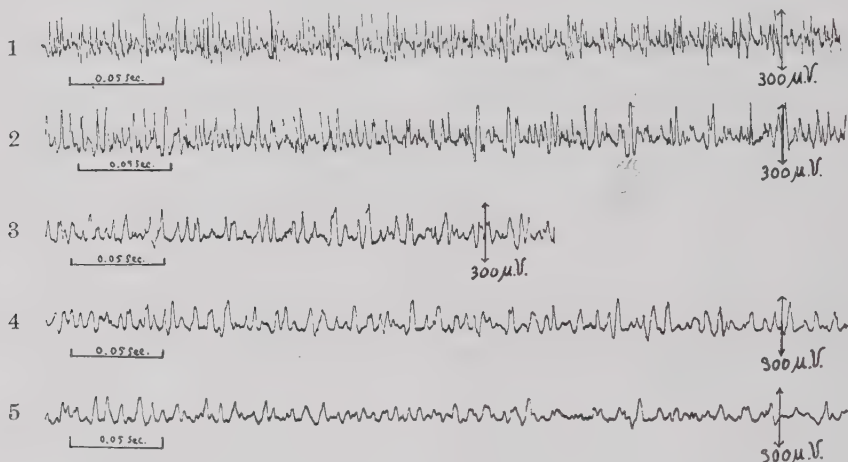


Fig. 42.

gegeven. Bij voortdurende afkoeling met water van 5° C. werden de curven no.'s 2—5 om de twee minuten opgenomen. Duidelijk is in deze opnamen te zien, hoe bij voortschrijdende afkoeling de amplitudines geringer worden, terwijl het ontladingstype een breed en stomp karakter verkrijgt, hetgeen acustisch de indruk van een dof gerommel vestigt.

Het onderzoek over de vormconstantie van een motor-unitontlading had geleerd dat, wanneer gedurende zeer lange tijd de ontladingen van een actieve motor-unit vervolgd moeten worden, de m. abductor dig. V van de mensch voor dit doel een zeer geschikt object is. Dit spiertje heeft bovendien het voordeel dat, door onderdompeling van de hand in koelwater, dit de spier vrijwel aan alle kanten omspoelt. Bij de uitvoering van deze afkoelingsproef werd een lang concentrisch elektroden-systeem zoodanig in dit spiertje aangebracht dat de toevoerdraden naar de versterker ver boven het vloeistofniveau uitstaken. Gedurende de afkoeling werd de gesondeerde unit constant op de luidspreker vervolgd, zoodat met zekerheid van dezelfde reeks ontladingen om de vijf minuten een korte opname kon worden gemaakt.

De eerste vijf opnamen van fig. 43 stammen van een dergelijk experiment en laten zeer duidelijk zien hoe bij geleidelijke afkoeling de vorm van een enkele unit-ontlading zich wijzigt: langzamerhand wordt de amplitudo kleiner en de duur van ontlading grooter, dezelfde verschijnselen dus welke bij de konijnenproef in het E.M.G. van een aantal motor-unitontladingen konden worden vastgesteld. Gedurende het afkoelingsproces was van deze motor-unit ook per luidspreker duidelijk een verandering van het timbre der ontladingen te vervolgen; de korte scherp klinkende tikken wijzigden zich in doffe plofgeluiden.

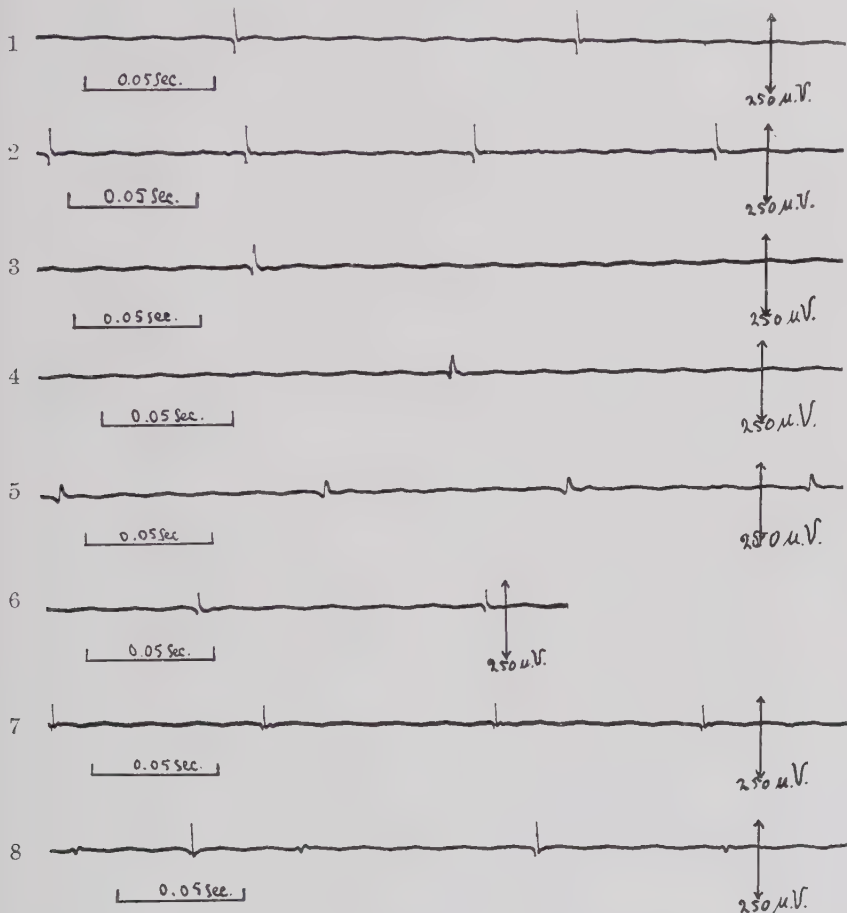


Fig. 43.

Alvorens men nu deze verschijnselen aan een verandering van de bio-E.M.K. zelve toeschrijft dient men zich eerst nog af te vragen of bij deze proeven ook sprake kan zijn van registratie van een kunstproduct.

Theoretisch is het n.l. mogelijk dat een opeenhooping van weefselvocht in het steekkanaal een zekere shuntwerking veroorzaakt, welke een vermindering van de amplitudo tengevolge zou kunnen hebben. Om nu zeker te zijn dat ik bij deze proeven niet met een dergelijk kunstproduct te maken heb gehad, liet ik na de afkoeling dadelijk een verwarming van de spier volgen. Binnen de twee minuten, nadat van koelwater van 5°C. op water van 40°C. was overgegaan, kon reeds een opheldering van het timbre in de luidspreker worden waargenomen, hetgeen in curve no. 6 van fig. 43 werd vastgelegd. Curve no. 7 en no. 8 werden na twaalf, respectievelijk twintig minuten verblijf in water van deze temperatuur geregistreerd. Duidelijk zien we de amplitudo weer toenemen, alsmede een verkorting van de ontladingsduur optreden. Uit de verrichte proeven mogen we dus in elk geval concluderen dat na afkoeling van een spier de optredende veranderingen van het motor-unitontladingscomplex, inderdaad aan een verandering van de bio-E.M.K. zelve en niet aan een kunstproduct moeten worden toegeschreven.

Daar de vroegere onderzoekers vooral aan de onderarmflexoren de invloed van afkoeling op het E.M.G. hebben bestudeerd werden ook bij deze spiergroep nog soortgelijke proeven ondernomen. Het gebruik van deze spieren brengt echter het nadeel met zich mee dat de uitgevoerde bewegingen lang niet zoo sterk zijn gedifferentieerd als die van de handspiertjes, waardoor het voor de proefpersoon veel moeilijker is om één bepaalde unit actief te houden gedurende de lange tijd welke voor het volbrengen van een afkoelingsproef noodzakelijk is. De activiteit van een bepaalde unit van de m.abductor dig. V, gebonden aan een zeer bepaalde houding van de pink, kan uitvallen als door onoplettendheid van de proefpersoon deze stand verloren gaat, maar is door herstel hiervan steeds weer actief te maken. De stand van de geheele hand wordt daarentegen niet bepaald door een enkele onderarmspier waarvan men een bepaalde unit afleidt, maar door een spiergroep, waarbij een anatomische scheiding functioneel niet is door te voeren. Aldus kan men, wanneer eenmaal de gesondeerde unit is uitgevallen, de oorspronkelijke stand van de hand wel herstellen zonder dat men hierbij echter zekerheid heeft dat de unitactiviteit weer zal optreden.

Fig. 44 toont een drietal opnamen, afgeleid van de m.flexor carpi radialis; curve no. 1 bij 18°C. , curve no. 2 na twaalf minuten koelen, waarbij de temperatuur tot 14°C. , en curve no. 3 waarbij nog vijf minuten later de temperatuur tot 10°C. was gedaald. De ontladingen van de motor-unit a vielen echter bij deze

laatste temperatuur uit en konden nadien niet weer worden opgewekt. Ondanks de geringe koelduur is ook in deze curven toch al een aanduiding te vinden van de reeds beschreven vormverandering van het enkele motor-unitontladingscomplex.

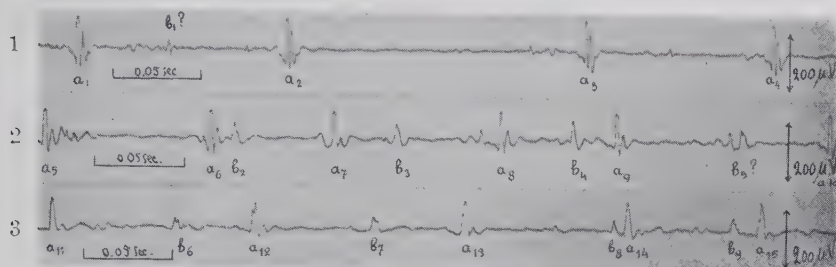


Fig. 44.

Uit deze proeven, zoowel op konijnen als op menschen verricht, blijkt dus dat ook de ontladingen der afzonderlijke motor-units een invloed ondergaan van de afkoeling van de spier. Deze invloed blijkt hoofdzakelijk te bestaan uit een toename van de duur en uit een afname van de amplitudo der ontladingen. Daar de frequentie van een reeks ontladingen van één motor-unit van de m.abductor dig. V sterk afhankelijk bleek te zijn van de aandacht welke de proefpersoon op een constante spanningsontwikkeling kan concentreeren, kon niet met zekerheid worden vastgesteld in hoeverre de periphere afkoeling deze frequentie beïnvloedt.

Oppervlakkig gezien zijn de resultaten van deze laatste afkoelingsproeven dus weinig in overeenstemming met de veranderingen welke het E.M.G. van de geheele spier, blijkens de op pag. 110 e.v. weergegeven proeven, door periphere afkoeling ondergaat. Na afkoeling wordt n.l. de amplitudo, van elke motor unit ontlading afzonderlijk, kleiner, terwijl de amplitudo van de gemeenschappelijke som van deze ontladingen, het E.M.G., juist grooter blijkt te worden. Deze tegenspraak kan alleen worden verklaard door aan te nemen dat in het laatste geval na afkoeling het aantal actieve units grooter is geworden. Dit beteekent dus dat, voor het onderhouden van een constante spanningsontwikkeling, in de koude het aantal actieve units moet toenemen.

Rechtstreeks is deze conclusie echter moeilijk op de proef te stellen, daar er geen registratie-apparatuur en elektroden bestaan met een zoodanig oplossend vermogen dat het aantal aan een contractie deelnemende units bij benadering kan worden geschat. Ik heb daarom een bewijsvoering langs indirecte weg beproefd. Wanneer bij afkoeling

van een spier voor het onderhouden van een bepaalde contractiegraad inderdaad meer motor-units in werking treden, dan is te verwachten dat bij een maximale contractie, waarbij reeds bij een normale temperatuur alle of nagenoeg alle beschikbare units actief zijn, in plaats van een toename juist een afname van de amplitudines van het E.M.G. gevonden zal worden. Hierbij moet echter niet uit het oog worden verloren, dat met een afname van de amplitudo der motor-unitontladingen ook een verlenging van de duur optreedt, waardoor een elektrische spanningssommatie (i.c. een toename van de amplitudo) weer eerder zal plaats vinden.

De experimenten welke ik in dit verband heb ondernomen zullen hieronder worden beschreven.

Onze veronderstelling laat bovendien nog een tweede gevolgtrekking toe, welke eerst zal worden behandeld. Berust n.l. het onderhouden van een bepaalde contractiegraad in de koude op een toename van het aantal actieve motor-units, dan moet bij een maximale contractiegraad, waarbij het aantal niet meer kan toenemen, de ontwikkelde spanning na afkoeling geringer zijn. Een aanwijzing in deze richting is reeds te vinden in de proeven van Vosz (77). Om de voor de proefpersoon erg onaangenaam lange duur der afkoelingsproeven te verkorten, probeerde Vosz in één proef afkoeling met gelijktijdige bloedeloosheid van de arm te combineren. Voor onze vraagstelling nu, vond hij in zijn voorproefjes een vrij belangrijk verschijnsel, n.l. dat in de bloedeloze, niet gekoelde arm de maximaal te ontwikkelen spanning, gemeten met de dynamograaf, verminderde van 35 tot 25 kg. Werd de arm bovendien sterk afgekoeld zoo bedroeg de maximaal te ontwikkelen dynamometerspanning slechts 2 kg. Deze laatste, zeker niet aan te bevelen proef, (de proefpersoon kreeg n.l. een voorbijgaande verlamming van de n.radialis), maakt het dus al waarschijnlijk dat de maximale spanningsontwikkeling van een spier in situ na afkoeling minder is dan bij normale kamertemperatuur.

Wat de uitvoering van de eigen proeven over de, bij diverse temperaturen maximaal te ontwikkelen spanning betreft, kan het volgende worden medegedeeld. De onderarm van de proefpersoon lag in een armbad geheel omgeven door water, waarvan de temperatuur door bijstorten en weghevelen naar believen kon worden gereguleerd. Despiercontracties werden uitgevoerd op een in de hand gegeven dynamometer, zoodanig dat de hand in het armbad kon blijven. Achtereenvolgens werd de maximaal te ontwikkelen spanning gemeten bij 18° C. en 6° C. Deze laatste bepaling werd pas uitgevoerd als de arm volgens de op blz. 109 beschreven wijze gedurende vijftien minuten langzaam

tot 6° C. was afgekoeld, en deze temperatuur nog gedurende tien minuten was verdragen.

Om een goede onderlinge vergelijking mogelijk te maken moest eerst worden nagegaan met welke regelmaat een maximale spanning bij een constante temperatuur kon worden gereproduceerd. Door bij een bepaalde temperatuur vijf maal om de twee minuten even een maximale spanning te laten ontwikkelen, kon een goed idee van de, voor deze temperatuur, gemiddeld maximale spanning worden verkregen. Het resultaat van deze proeven, bij vijf personen uitgevoerd, wordt weergegeven door de tabel op blz. 118.

In de eerste plaats blijkt uit deze tabel dat de, bij een constante temperatuur maximaal te ontwikkelen spanning bij herhaling niet absoluut constant is. De schommelingen zijn echter van geen betekenis als men de gemiddelde waarden van de eerste en tweede kolom met elkaar vergelijkt. De bij afkoeling te constateeren vermindering van de maximale spanningsontwikkeling ligt ver buiten de waarnemingsfout, zoodat aan dit verschijnsel niet meer getwijfeld behoeft te worden.

Het eerste getal van de vijfde kolom geeft telkens de maximale spanning aan, welke direct ontwikkeld kon worden als de arm uit het koelwater van 6°C. was teruggetrokken en goed was afgedroogd. In deze kolom is duidelijk waar te nemen dat reeds deze eerste spanningsontwikkeling grooter is dan de gemiddelde spanning welke kon worden ontwikkeld als de arm zich nog in het koelwater van 6° C. bevond. De hier op volgende bepalingen laten zien dat de maximale spanningsontwikkeling verder vrij snel tot de oorspronkelijke, gemiddelde waarde van 18° C. terugkeert. Uit deze waarneming kan de conclusie worden getrokken dat in het algemeen de afkoelingsverschijnselen het best bestudeerd kunnen worden als de arm zich nog in het koelwater bevindt, onder welke voorwaarde de volgende afkoelingsproeven dan ook, in tegenstelling met de voorgaande en die van FORBES en RAPPLEY, werden verricht.

Nemen we dus aan dat bij maximaal sterke spanningsontwikkeling alle beschikbare motor-units in functie zijn, zoo wijst de afname van de maximale spanningsontwikkeling er op dat na afkoeling eveneens de per motor-unit te ontwikkelen spanning afneemt. Ook uit deze overweging volgt dus dat, als een niet maximale spierspanning constant wordt ontwikkeld, dit slechts door een toename van het aantal in functie zijnde motor-units kan geschieden.

In deze bewijsvoering is evenwel de veronderstelling van het gelijk blijvende, maximum aantal actieve motor-units nog niet bewezen.

Proef- persoon	Ontwikkelde spanning in kg. bij					
	18°C. (vóór de afkoeling)		6°C.		18°C. (ná de afkoeling)	
J. D.	50		43		39	
	45		39		40	
	50	48.6	37	38.8	44	43.6
	50		37		46	
	48		38		49	
T. G.	48		32		29	
	48		26		38	
	49	47.6	26	27.4	44	38.4
	46		27		41	
	47		26		40	
A. M.	39		27		27	
	39		30		27	
	34	36.4	27	26.8	28	28.8
	38		26		30	
	37		24		32	
J. N.	33		29		31	
	37		31		35	
	35	34.6	28	28.6	35	34.0
	34		27		37	
	39		28		37	
S. D.	36		30		27	
	35		29		28	
	32	34.0	25	26.2	29	28.6
	34		26		30	
	33		26		34	

Het lag voor de hand te onderzoeken in hoeverre de electriche verschijnselen hierop een antwoord zouden kunnen geven. Was de veronderstelling juist, dan kon, in analogie met de vormverandering van een ontladingscomplex, ook in het E.M.G. van de geheele spier

na afkoeling een afname van de amplitudines worden verwacht.

Met behulp van de, reeds op blz. 109 beschreven, waterdichte afleidingselektrode, werden bij drie proefpersonen de E.M.Grammen van maximale spiercontracties, op de dynamometer ontwikkeld, voor en na afkoeling met elkaar vergeleken. Aan de proefpersoon werd opdracht gegeven de spanning binnen een halve seconde te ontwikkelen en dan verder constant te houden, zoodat twee seconden later met de registratie kon worden begonnen. Een voorbeeld hiervan is vastgelegd in de curve no. 1 (voor) en no. 2 (na de afkoeling) van fig. 45. Duidelijk blijkt dat onder deze omstandigheden van een toename der amplitudines in het E.M.G. geen sprake meer kan zijn: het tegendeel komt hier juist zeer duidelijk voor den dag.

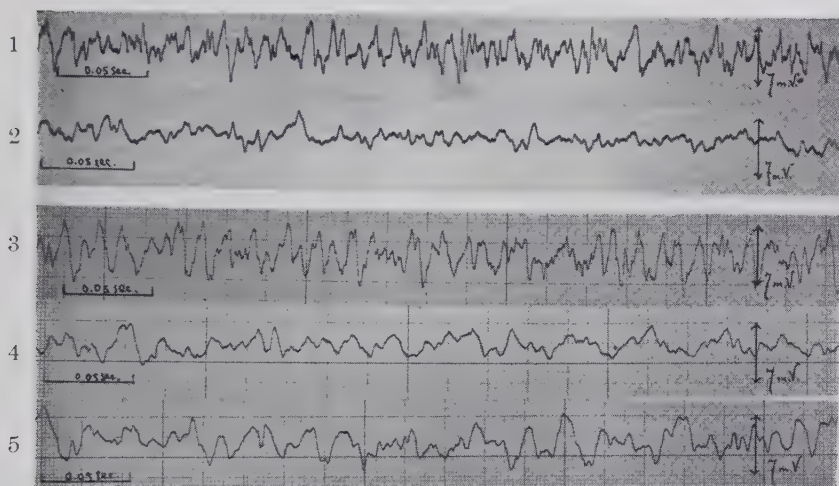


Fig. 45.

Om er ook hier zeker van te zijn, dat we niet met een kunstproduct te maken hebben gehad, werd de mogelijkheid onder oogen gezien of hier misschien een lekken van de waterdichte elektrode in het spel was geweest, waardoor een shunt zou kunnen ontstaan, welke eveneens een amplitudovermindering der spanningstoppen van het E.M.G. ten gevolge zou hebben gehad. Bij contrôle bleken inderdaad mijn eerste elektroden niet volledig waterdicht te zijn geweest, desondanks kon een hierdoor veroorzaakte merkbare shuntwerking worden uitgesloten, daar na de afkoeling weer op de oorspronkelijke temperatuur van 18°C. werd verwarmd, waarbij weer een toename van de amplitudines kon worden vastgesteld, (curve no. 3, 4 en 5 van fig. 45), iets wat bij een

gelijk blijvende shuntwerking van lekke electroden niet kon worden verwacht.

Uit deze proeven blijkt dus, dat na afkoeling, zoowel in het E.M.G. van alle actieve motor-units als in dat van een enkel ontladings-complex, een amplitudovermindering optreedt. Op welke wijze dit laatste verschijnsel in verband moet worden gebracht met de spanningsvermindering welke na afkoeling van elke motor-unit wordt verondersteld, is onbekend.

Vergelijken we nu de resultaten van de afkoelingsproeven bij maximale contractie met mijn allereerste afkoelingscurven van fig. 40 en met die van FORBES en RAPPLEY, dan ligt, in verband met de proevenreeks, weergegeven door de tabel op blz. 118, de verklaring voor de hand. Daar een maximale spanningsontwikkeling bij kamertemperatuur niet bij een lagere temperatuur kan worden ontwikkeld, kan bij de proeven van FORBES en RAPPLEY de bij hun afkoelingsproeven constant ontwikkelde spanning vóór de afkoeling zeker niet maximaal zijn geweest. Alleen door de activiteit van een toenemend aantal motor-units kan deze niet maximale spanningsontwikkeling nog constant worden gehouden, hetgeen zich pas dan in een toename van de amplitudines van het E.M.G. zal manifesteren, als dit aantal zoo groot is dat hierdoor de amplitudovermindering van elke motor-unitontlading wordt overdekt.

Als we vinden dat de amplitudo bij maximale spanningsontwikkeling steeds kleiner, en bij niet-maximale spanningen vaak groter wordt, moeten dus ook niet-maximale spanningen gevonden kunnen worden,

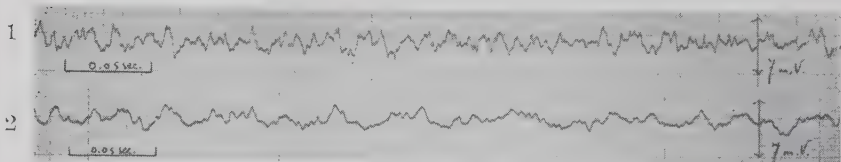


Fig. 46.

waarbij de amplitudo na afkoeling ongeveer gelijk blijft. Inderdaad vond ik lang niet altijd een toename der amplitudines in het E.M.G. der niet-maximale contracties. Vergelijken we b.v. van fig. 46 curve no. 1, vóór, met curve no. 2, ná de afkoeling, dan is hier bij de zelfde spanningsontwikkeling geen verandering van de amplitudo vast te stellen. Pas bij een geringere constante spanningsontwikkeling zou bij deze proefpersoon een toename van de amplitudo te verwachten zijn geweest. Het gelijk blijven van de amplitudo kan hier dus worden

verklaard uit de elkaar compenseerende invloeden van de amplitudo-afname van elke motor-unitontlading afzonderlijk, en van de toename van het totaal aantal actieve units.

De volgende voor de hand liggende proef was dus om na afkoeling het gedrag van de amplitudo, zoowel bij geringe en middelmatig sterke, constant ontwikkelde spanningen, als ook bij maximale spanningsontwikkeling, in een serie opnamen van één proefpersoon vast te leggen. Bij de uitvoering van deze proef moest, om ook voor de kleinere spanningen goed vergelijkbare E.M.Grammen met een behoorlijk groote amplitudo te verkrijgen, de versterkingsgraad van de versterker bij de diverse contractie-intensiteiten steeds worden bijgeregeld en moest er bovendien op worden gelet dat deze versterkingsgraad bij één bepaalde spanning vóór en na afkoeling steeds weer precies dezelfde was. Om te zien in hoeverre de geregistreerde spanning werkelijk maximaal was, werd de maximale spanning telkens weer vijf maal om de twee minuten ontwikkeld.

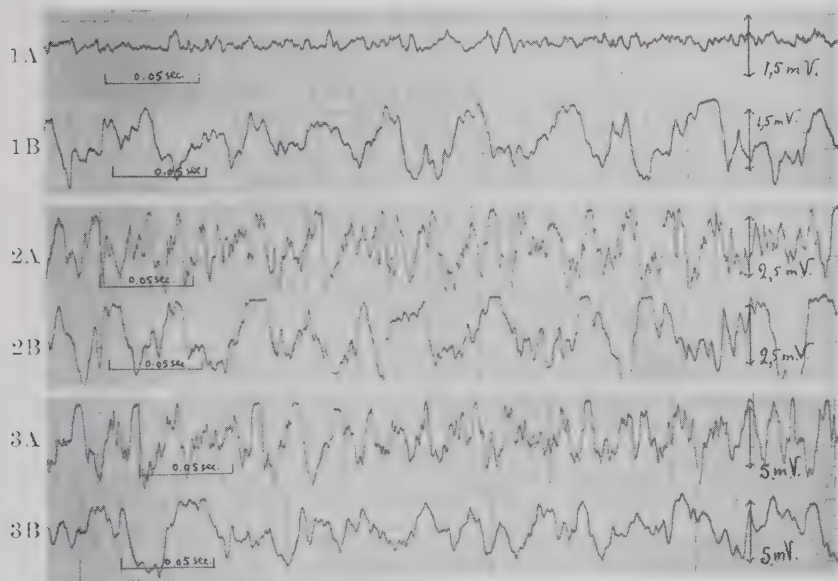


Fig. 47.

Het resultaat van een dergelijke proevenreeks wordt weergegeven door de curven van fig. 47 waarvan de nadere gegevens in onderstaand tabelletje zijn samengevat.

Curve no.	Ontwikkelde spanning	Temp. v/h armbad
1A	15 kg.	35°C.
1B	15 kg.	6°C.
2A	30 kg.	35°C.
2B	30 kg.	6°C.
3A	maximaal = 42 kg.	35°C.
3B	maximaal = 36 kg.	6°C.

Eerst werden de curven 1A, 2A en 3A opgenomen, daarna werd in tien minuten langzaam afgekoeld tot 6°C. Nadat deze temperatuur nog gedurende tien minuten werd gehandhaafd, werden pas de curven 1B, 2B en 3B opgenomen.

Uit deze curven blijkt dus dat bij een spanningsontwikkeling van 15 kg. een zeer duidelijke toename van de amplitudines van het E.M.G. is vast te stellen. Deze amplitudotoename is bij een spanningsontwikkeling van 30 kg. nauwelijks meer waar te nemen; de amplitudines zijn nagenoeg aan elkaar gelijk. Vergelijking van de curven, welke zijn opgenomen bij maximale spanningsontwikkeling, laat zien dat de amplitudines in curve no. 3B juist kleiner zijn dan vóór de afkoeling. Dit verschijnsel moet in werkelijkheid nog iets groter zijn geweest daar bij de contrôleproeven bleek dat de grootste, bij 35°C. te ontwikkelen maximale spanning niet 42 doch 45 kg. bedroeg. Bij 6°C. daarentegen was de geregistreerde maximale spanning wel de grootste spanning welke bij deze temperatuur kon worden ontwikkeld.

Conclusies:

1e. Bij toenemende afkoeling neemt de frequentie der A-golven („waves”) duidelijk af. Door het verdwijnen der „wavelets” verkrijgt het E.M.G. na afkoeling een gladder beeld.

2e. Afhankelijk van de beginspanning, welke vóór en na afkoeling constant wordt ontwikkeld, kan een invloed op de amplitudines van het E.M.G. worden vastgesteld. Vooral bij geringe spierspanning nemen de amplitudines duidelijk toe, bij middelmatig sterke spanning blijven deze vrijwel gelijk. Bij vergelijking van de maximale spanningen welke vóór en na afkoeling nog kunnen worden ontwikkeld blijkt na afkoeling in het E.M.G. een kleiner worden van de amplitudines op te treden.

3e. In de koude is het bij maximale contractie onmogelijk de bij normale temperatuur te bereiken maximale spanning te ontwikkelen.

4e. De ontladingen van de afzonderlijke motor-units blijken in de gekoelde spier van vorm te zijn veranderd; de duur is toegenomen, de amplitudo daarentegen is kleiner geworden.

5e. Uit de, tengevolge van de periphere afkoeling optredende vormveranderingen van het motor-unitontladingscomplex zijn de genoemde amplitudoveranderingen van het E.M.G. van de geheele spier volkomen te verklaren, indien men aanneemt dat de geringere ontladingsamplitudo van de motor-units ook wijst op een geringere spanningsontwikkeling per unit, en dat aldus in de koude dezelfde spanning slechts kan worden onderhouden door in werking treden van een grooter aantal units.

6e. Daar uit de afkoelingsproeven blijkt dat tengevolge van de gewijzigde ontladingsvorm van de afzonderlijke motor-units ook een vormverandering van het E.M.G. der geheele spier optreedt, moet men wel aannemen dat ook onder normale temperatuursverhoudingen de ontladingsvorm van de motor-units de vorm van het E.M.G. mee bepaalt.

HOOFDSTUK VII.

EIGEN OPVATTING OMTRENT 'HET „PIPER-RYTHME”.

De onderzoekingen beschreven in de voorgaande hoofdstukken toonen aan dat we in het algemeen geen motief kunnen aanvoeren voor de opvatting van ADRIAN e.a. om de grootere golven, welke het „PIPER-rythme” van het E.M.G. tot stand brengen, door een min of meer synchrone impulsuitzending van de voorhoornzellen te verklaren. Dit resultaat dwingt ons te zoeken naar een andere wijze van tot stand komen van het „PIPER-rythme”. In de volgende bladzijden zal ik trachten aan te toonen hoe onder bepaalde omstandigheden door interferentie van de afzonderlijke ontladingscomplexen der actieve motor-units golven kunnen ontstaan, welke de regelmaat van het „PIPER-rythme” benaderen.

Het algemeene feit dat verschillende reeksen van regelmatig terugkeerende verschijnselen een regelmatig interferentiebeeld kunnen geven, als het verschijnsel in elke reeks synchroon (in phase) met dat van andere reeksen optreedt, is zonder meer duidelijk. Het feit evenwel dat een zekere regelmaat, zij het binnen ruime grenzen, ook ontstaat als deze verschijnselen ten opzichte van elkaar asynchroon optreden, kan men bevestigd vinden door voorbeelden uit het dagelijksch leven. Let men bij voorbeeld op het ruischende karakter van een applaus, zoo onderscheidt zich dit door een zekere rythmiek van een zuiver geruisch, zooals b.v. het lampgeruisch (vgl. blz. 28), waarin geen enkel rythme is vast te stellen. Zelfs kan men verschillen tusschen dergelijke interferentierythmen vaststellen, waarbij het verschil in timbre, d.w.z. in frequentie, juist een van de meest markante verschilpunten vormt; men denke b.v. aan het verschil in geluid dat door een troep paarden wordt veroorzaakt bij draf en bij galop. Juist de aanwezigheid van deze verschillen bewijst het bestaan van interferentierythmen.

Uitgaande van deze voorbeelden heb ik door middel van een modelproef trachten aan te toonen hoe bij gelijktijdige registratie van een aantal ontladingsreeksen, door zuiver toevallige interferentie min of meer regelmatige golvingen optreden. Een mathematische behandeling door toevalsberekening is in het onderhavige geval

vrijwel onmogelijk, daar we er van moeten uitgaan dat de ontladingen van iedere reeks niet volkomen regelmatig op elkaar volgen, maar een zekere frequentiespreiding vertoonen, overeenkomende met die der motor-units, welke eventueel 70% kan bedragen.

Voor de uitvoering van een dergelijke modelproef moet men de beschikking hebben over een aantal generatoren, waarvan elk in staat is een reeks elektrische spanningen op te wekken, van ongeveer dezelfde orde van frequentie en een soortgelijke ontladingsvorm als van de motor-units, bij voorkeur met een hiermee overeenkomende afwijking van de regelmaat der frequentie.

Door als generatoren de dynamo's van een achttal oude huis-telefoontoestellen te gebruiken, kon aan deze eischen ten naaste bij worden voldaan. Zooals bekend was het bij deze oude toestelletjes gebruik op te bellen door het, zich buiten het telefoonkastje bevindende, krukje met de hand rond te draaien. Draait men met een normale snelheid zoo zijn van twee klemmen, welke zich eveneens buiten het kastje bevinden, spanningen af te leiden, welke aan de gestelde frequentie-eischen behoorlijk voldoen. Bij directe aansluiting op de kathodestraaloscillograaf blijkt de topspanning ± 50 Volt te bedragen. De vorm van elke ontlading blijkt zeer constant te zijn en eenige overeenkomst te bezitten met die van een motor-unitontlading, terwijl het draaien met de hand een zekere frequentiespreiding garandeert.

Van de acht beschikbaar gestelde toestelletjes bleken de meeste exemplaren evenwel slechte contacten te bezitten, waardoor spanningen met een complexkarakter werden opgewekt; de vorm van dit complex bleek echter zonder meer niet absoluut constant te zijn. Een absoluut constante vorm van een bevredigend spanningsbeeld kon echter worden verkregen door parallel aan de klemmen van elk toestelletje een condensator met een capaciteit van $2 \mu\text{F.}$ te schakelen, terwijl door varieering van $0,5\text{--}3 \mu\text{F.}$ de acht ontladingsvormen ten opzichte van elkaar nog iets gewijzigd konden worden. Het gebruik van deze condensatoren brengt verder het voordeel met zich mee dat de amplitudo van elk spanningsbeeld niet meer afhankelijk is van de snelheid, waarmee de handdynamo wordt aangedreven; laat men deze condensatoren achterwege, zoo worden de amplitudines bij snel draaien steeds grooter.

Door de spanningsklemmen van deze acht toestelletjes in serie te schakelen, wordt de mogelijkheid van een elektrische spanningssommatie geschapen. De „seriegenerator”, welke op deze wijze tot stand werd gebracht, bleek echter een zeer hoge inwendige weerstand te bezitten,

waardoor de afgegeven topspanning van elke generator apart slechts enkele milli-Volts bedroeg, zoodat voor registratie versterking noodzakelijk was. Werden twee toestelletjes door twee verschillende personen bediend, dan leerde luidsprekercontrôle dat het onmogelijk was om „in phase” te draaien. Terecht kon dus worden verondersteld

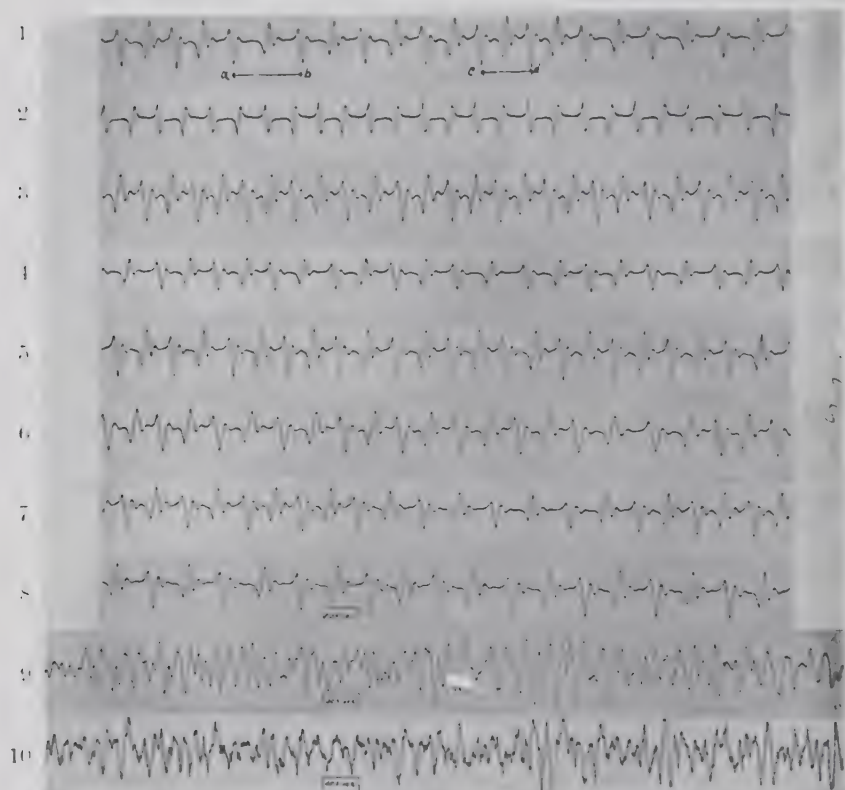


Fig. 48

dat, wanneer alle generatoren tegelijk door acht verschillende personen werden bediend, een asynchroon optreden van de acht spanningsreeksen wel gewaarborgd was.

Het resultaat van deze modelproef wordt weergegeven door de curven van fig. 48. De curven, no.'s 1 tot en met no. 8, geven de acht spanningsreeksen weer van elk toestel afzonderlijk. Duidelijk is in elke curve te zien dat de frequentie van elke reeks aan een zekere spreading onderhevig is, men vergelijke b.v. a—b met c—d van curve no. 1. Curve no. 9 geeft het summatie-

beeld van deze acht spanningsreeksen weer. De opname van deze curve geschiedde direct na die van de eerste acht curven, waarbij de proefpersonen waren geoefend om, zoowel afzonderlijk als tegelijk, steeds met dezelfde gemiddelde snelheid het krukje rond te draaien.

Om overbelasting in de versterker te voorkomen, moest bij de opname van deze laatste curve de versterkingsgraad zoover worden verminderd tot de uitslagen, door een enkele generator veroorzaakt, nog net waren waar te nemen, zoodat met zekerheid de grootere toppen van curve no. 9 als summatietoppen beschouwd kunnen worden.

Evenals in het E.M.G. van een spier komen ook in curve no. 9 de toppen met een wisselende amplitudo voor. Let men evenwel op de grootere golven dan blijken deze elkaar met een zekere frequentie, op te volgen, welke frequentie echter aan een groote spreiding onderhevig is. Het interferentierythme van de golven is voldoende duidelijk om met een enkele blik op de curve te kunnen vaststellen dat de frequentie van het rythme grooter is dan de frequentie van elk der spanningsreeksen uit de curven, no.'s 1—8, een verschijnsel dat bij vergelijking van de frequenties van de A-golven met de motor-unit-ontladingen reeds kon worden vastgesteld.

Ter vergelijking wordt in curve no. 10 nog een E.M.G. van de m.biceps weergegeven. Om de potentiaalschommelingen meer het afgeronde karakter van de spanningen der modelproef te kunnen verleenen werd parallel aan de versterkeringang een condensator van 2 μ .F. als filter aangebracht. De overeenkomst van de curven no. 9 en no. 10 is zoo groot dat van deze curven moeilijk is te zeggen welk interferentierythme van de spier en welk van de modelproef afkomstig is. Nog duidelijker wordt de vormovereenkomst met een E.M.G. als men curve no. 9 vergelijkt met een welke met de snaar-galvanometer werd opgenomen, zooals b.v. curve no. 2A van fig. 9.

Conclusie:

Door de uitvoering van een modelproef, waarbij acht generatoren electrische spanningen opwekken, welke met de motor-unitontladingen eenigszins in frequentie en vorm overeenkomen, kan door serieschakeling een samengesteld spanningsbeeld worden verkregen. Ondanks het feit, dat de spanningen van deze generatoren niet in phase worden opgewekt, is in dit spanningsbeeld een interferentierythme waar te nemen, waarvan de frequentie wel aan een zekere spreiding onderhevig is, echter duidelijk grooter is dan de frequentie van elk der samenstellende generatorspanningen.

Wordt het E.M.G. van de m.biceps van de mensch dusdanig

gefilterd dat de vorm van elke motor-unitontlading zoo ver wordt afgevlakt totdat een overeenkomst in vorm met de afzonderlijke generatorspanningen ten naaste bij is verkregen, zoo blijkt de vorm van het E.M.G. van alle motor-units in principe overeen te komen met het samengestelde spanningsbeeld, dat door de modelproef kan worden verkregen. Daar bij de uitvoering van deze proef de electrische spanningen nooit in phase verkeerden, is, op grond van de treffende overeenkomst van de in beide gevallen waar te nemen rythmen, het evenmin noodzakelijk het „PIPER-rythme” van het E.M.G. te beschouwen als een uiting van de synchronisatietendenz der voorhoornzellen, maar is het waarschijnlijker dat de A-golven, bij een asynchrone activiteit van de voorhoornzellen, enkel en alleen als gevolg van een door het toeval bepaalde interferentie tot stand zijn gekomen.

HOOFDSTUK VIII.

BESPREKING VAN DE RESULTATEN.

Zooals in de inleiding werd uiteengezet en in het literatuuroverzicht nader werd toegelicht, was het de bedoeling de factoren, welke de vorm van het E.M.G. bepalen, aan een critisch onderzoek te onderwerpen, om in staat te zijn hieraan de verschillende theorieën te toetsen, welke ter verklaring van de vorm van het E.M.G. werden opgesteld.

Ten aanzien van de uitvoering van een dergelijk onderzoek bleek reeds spoedig dat de snaargalyanometercurven geen nauwkeurig beeld van het verloop van de potentiaalschommelingen kunnen geven. Om deze reden heb ik mij voor alles met het uitwerken van een betrouwbare methodiek moeten bezig houden. Evenals voor de registratie der zenuwactiestroomen moet ook bij die der spieractiestroomen van de kathodestraaloscillograaf gebruik worden gemaakt, hetgeen echter de constructie van een voor dit doel geschikte versterker met zich meebrengt. Zooals in hoofdstuk II nader is ontwikkeld moeten aan een dergelijke versterkerinstallatie bepaalde eischen worden gesteld, waarbij vooral het voorkómen van storende invloeden het voornaamste is.

De opvatting van ASHER en zijn medewerkers, dat het E.M.G. niet uitsluitend door de activiteit van de motore voorhoornzellen wordt bepaald, maar dat ook impulsen, door de sympathicus voortgeleid, tot actiestroomcurven aanleiding geven, berust op een onderzoek van NOTTER, waarvan de resultaten door mij niet konden worden bevestigd. Voor deze tegengestelde uitkomst kon een voldoende verklaring worden gegeven, zooals dit nader in hoofdstuk III is uiteengezet.

De mogelijkheid, dat de sympathische impulsen de vorm van het E.M.G. kunnen wijzigen, is daarmede echter niet uitgesloten, b.v. zou men kunnen veronderstellen dat de „temporal dispersion” (d.w.z. de geringe asynchronie in de actiestroomen der spiervezeltjes van een enkele motor-unit), welke volgens ROSENBLUETH met het ontstaan en verdwijnen van acethylcholine samenhangt, onder invloed van de sympathicus zich wijzigt.

Ondanks het samengestelde karakter van de kathodestraalbeelden zijn hierin toch grotere golven, de A-golven van WACHHOLDER, duidelijk te herkennen. De gangbare verklaring van het E.M.G., dat het eerst door PIPER, bij willekeurige innervatie van een geheele spier bij de mensch, met behulp van een snaargalvanometer werd geregistreerd, is de volgende: het E.M.G. ontstaat door interferentie van de actiestroomen van de motor-units, welke door WACHHOLDER het eerst gezien zijn, maar door ADRIAN met een betere techniek nauwkeuriger zijn bestudeerd. Beide onderzoekers onderstellen dat de voorhoornzellen van een groot aantal van deze units synchroon hun impulsen uitzenden en hierdoor de opeenvolgende A-golven in het E.M.G. met een zeker rythme, het „PIPER-rythme”, ontstaan. Geringe storingen in deze synchronie zouden aanleiding zijn tot het optreden van de z.g.n. B-golven en „Nebenzacken”, welke ook in het snaargalvanometerbeeld, zij het in gering aantal, te vinden zijn.

Door een zoo nauwkeurig mogelijke, vergelijkende studie te maken van de eigenschappen der A-golven en die der motor-unitontladingen, werd deze verklaring door mij aan een critisch onderzoek onderworpen.

In de eerste plaats heb ik getracht mij nauwkeurig omtrent de verhoudingen van de frequenties te oriënteren. Zooals in het literatuuroverzicht is vermeld, treft men zoowel de opvatting aan dat het „PIPER-rythme” een constante frequentie bezit van ± 50 per seconde, alsook de onderstelling dat deze frequentie afhankelijk is van de intensiteit der uit te voeren spiercontractie. Wat het meest voor de hand ligt, n.l. dat men door middel van spreidingscurven zich overtuigt of men al dan niet van een constant rythme kan spreken, is, voor zoover ik heb kunnen nagaan, nooit geschied. Zooals bij de onderzoekingen van hoofdstuk IV staat beschreven, blijkt er inderdaad een zekere rythmiek in het E.M.G. te bestaan. Ook al neemt men de physiologische variatiebreedte van de frequenties bij de verschillende contractie-intensiteiten in aanmerking, toch is een afhankelijkheid van de intensiteit der innervatie niet vast te stellen; steeds blijkt de frequentie van de A-golven van 30—50 per sec. te variëren.

Om nu de vraag betreffende de synchrone activiteit van de voorhoornzellen te kunnen beantwoorden werd de A-golffrequentie vergeleken met die der motor-units, welke laatste eveneens bij wisselende contractie-intensiteit werd bepaald. Bij dit onderzoek bleek dat, in tegenstelling met de A-golven, de frequentie van een reeks van motor-unitontladingen juist wél zeer sterk van de contractie-intensiteit afhankelijk is. De maximale frequentie van deze ontladingen blijkt

ten hoogste 30 per sec. te kunnen bedragen, terwijl deze frequentie bij de A-golven juist de minimum-waarde is.

De geringe samenhang, welke dus blijkbaar bestaat tusschen de frequentie-verhoudingen van de A-golven en de motor-unitontladingen, rechtvaardigt een gegronde twijfel aan het bestaan van een synchronisatietendenz, welke ter verklaring van het „PIPER-rythme” wordt aangenomen. Toen bleek dat het mogelijk was de in amplitudo gereduceerde A-golven terzelfdertijd met één of twee der aan het E.M.G. ten grondslag liggende reeksen van unitontladingen in een „mengcurve” vast te leggen, en gevonden werd dat twee opeenvolgende A-golven nooit uit dezelfde motor-unitontladingen zijn opgebouwd, kon het bestaan van een synchronisatietendenz met zekerheid worden ontkend.

De zoo opvallende stabiliteit der ontwikkelde spierspanningen bij maximale, willekeurige en reflectorische innervatie, wordt door ADRIAN verklaard door de onderstelling dat de synchrone impulsen zoo frequent zijn, dat elke vezel in een volkomen (gladde) tetanus verkeert, hetgeen bij een warmbloedig dier, afhankelijk van de spier-soort bij 35—90 impulsen per seconde zou optreden. Bij sub-maximale innervatie vind ik echter, bij de m.biceps van de mensch, een veel geringere impulsfrequentie, n.l. van ± 15 —20 per sec. Niettegenstaande dit zijn ook deze middelmatige contracties even stabiel als de maximale, hetgeen het eenvoudigst kan worden verklaard door een asynchrone activiteit der motor-units. Bovendien zijn, en dit is zeer belangrijk, de E.M.Grammen bij middelmatige en sterke contracties in principe aan elkaar gelijk (vgl. fig. 15), hetgeen tot de conclusie moet voeren dat in beide gevallen dezelfde factoren de vorm bepalen.

Een ander belangrijk motief om het bestaan van een synchrone impulsuitzending vanuit de voorhoornzellen te loochenen, is het feit, dat het niet gelukte bij afleiding van een gering aantal motor-units om hierbij groepjes ontladingen van dezelfde motor-units aan te toonen. Hoewel af en toe twee motor-units met ongeveer dezelfde ontladingsfrequentie gesondeerd konden worden, bleek toch bij voortgezette registratie dat het aantal gevallen, waarbij deze units zich vrijwel gelijktijdig ontladen, even groot is als het aantal gevallen waarbij de momenten van ontlading zoover mogelijk uiteen liggen; zoodat een eventuele groeppvorming van deze ontladingen niet aan een hierop gerichte tendenz, maar wel aan het toeval moet worden toegeschreven.

Hoewel reeds ADRIAN zich rekenschap heeft gegeven van de rol

welke het toeval bij de topvorming in het neurogram van een motorische zenuw zou kunnen vervullen, meent ADRIAN echter, op grond van zijn onderzoekingen bij de n.phrenicus van het konijn verricht, een louter door het toeval veroorzaakte topvorming te moeten afwijzen. Uit de in hoofdstuk IV beschreven onderzoekingen blijkt echter dat ADRIAN zich bij deze uitspraak door een onjuiste conclusie heeft laten leiden. Om deze reden mag de door ADRIAN afgewezen rol, welke het toeval bij de topvorming speelt, niet worden ontkend.

Op grond van mijn proeven kom ik dus tot de conclusie, dat de voorhoornzellen nòch bij willekeurige, nòch bij reflectorische innervatie hun impulsen synchroon uitzenden.

Zoo bleef tenslotte nog de vraag over of de integratie van een aantal reeksen van ontladingen, welke reeksen op zich zelf een betrekkelijk regelmatig rythme hebben, tot een curve overeenkomend met die van het E.M.G. kan voeren. Alvorens deze vraag te beantwoorden heb ik mij er eerst van willen overtuigen of de actiestroomen der motor-units inderdaad de eenvoudige vorm bezitten, welke overal in de literatuur wordt aangegeven, n.l. een steeds evengroot blijvende mono-phasische uitslag bij monopolaire en een diphasische bij bipolaire afleiding. Sondeerde ik met de concentrische electrode verschillende reeksen van motor-unitontladingen, zoo kon elke reeks, mits de electrodenstand niet werd gewijzigd, bij luidsprekercontrôle steeds weer aan een karakteristiek timbre worden herkend. Dit timbreverschil wijst er reeds op dat de actiestroomen niet in vorm gelijk zijn, en inderdaad kon ik door registratie met een grootere filmsnelheid deze onderstelling bevestigen. Naast mono- en diphasische ontladingsvormen bleken ook polyphasische te bestaan, waarbij door het onderzoek van Hoofdstuk V kon worden uitgemaakt dat deze niet door de interferentie van een aantal motor-units maar van een aantal spiervezels van één enkele motor-unit tot stand komen.

Ter verklaring van de veelvormigheid van de motor-unitontladingen wordt derhalve aangenomen dat de spiervzeltjes, welke tot een motor-unit behooren, niet alle op precies hetzelfde moment, maar, door geringe verschillen in de latente perioden der eindplaatjes, min of meer na elkaar in actie komen, waardoor een polyphasisch interferentiebeeld ontstaat. Afhankelijk van de plaats en de selectiviteit van het gebruikte electrodensysteem kan men meer of minder onderdeelen van het complex als mono-, di- of polyphasische actiestroomen registreren.

In verband met de boven gestelde vraag in hoeverre de

integratie van een aantal reeksen van motor-unitontladingen nu aanleiding kan zijn tot het ontstaan van een curve als het E.M.G., leerden de mij verstrekte inlichtingen van bevoegde zijde, dat dit probleem mathematisch moeilijk oplosbaar is. Om deze reden heb ik getracht door middel van een modelproef op deze vraag een antwoord te krijgen. Het in hoofdstuk VII beschreven experiment toont op overtuigende wijze aan dat de bekende vorm van het E.M.G., met name het „PIPER-rythme”, zeer wel uit de door mij aangenomen asynchrone activiteit van de voorhoornzellen kan worden verklaard.

Reeds het complexe karakter, dat ik bij de actiestroom van een enkele motor-unit kon aantoonen, voert tot de veronderstelling dat ook perifere factoren de vorm van het E.M.G. beheerschen. Om hierover nadere gegevens te verkrijgen werden proeven met afkoeling van de willekeurig of reflectorisch geïnnerveerde spieren verricht. Dit onderzoek was des te dringender daar bij locale afkoeling van een spier verschijnselen in het E.M.G. zijn beschreven welke doen vermoeden dat afferente impulsen de impulsuitzending vanuit de voorhoornzellen kunnen beïnvloeden. Uit het in hoofdstuk VI beschreven onderzoek blijkt zeer duidelijk dat na afkoeling van de spier zoowel een vormverandering van het ontladingscomplex (afname van de amplitudo en toename van de duur van elke motor-unit-ontlading), als een vermindering van de spanning, welke door een unit maximaal kan worden ontwikkeld, optreedt. Tevens staat in dit hoofdstuk vermeld hoe deze verschijnselen de na afkoeling optredende veranderingen in amplitudo van het E.M.G. van de geheele spier kunnen verklaren: o.a. zij er op gewezen dat na afkoeling, voor het handhaven van een bepaalde sub-maximale spanning, het aantal actieve motor-units toeneemt, waarbij, afhankelijk van de contractie-intensiteit, een verandering van de amplitudo al of niet zal optreden.

Deze afkoelingsproeven toonen aan, dat de vorm van het ontladingscomplex van een motor-unit de belangrijkste perifere factor is, welke in het algemeen voor de vorm van het E.M.G. van betekenis is.

Wat de betekenis der afferente impulsen voor het E.M.G. betreft, moet op de in het begin van hoofdstuk IV beschreven onderzoekingen, welke naar aanleiding van de proeven van RICHTER werden verricht, worden gewezen. De waarneming van RICHTER, dat de A-golven bij de willekeurige, sub-maximale spiercontracties van volwassenen en bij de reflectorische contracties van zuigelingen het duidelijkst zijn, blijkt bij registratie met behulp van de kathodestraaloscillograaf

niet juist. Op grond hiervan moet de opvatting van RICHTER, als zouden de A-golven een karakteristicum zijn voor de reflectorische component, welke volgens HOFFMANN aan elke willekeurige contractie ten grondslag zou liggen, worden ontkend.

In verband met het feit, dat het electrisch verschijnsel bij activiteit van de ascylander een monofasisch, en dat der bijbehorende spiervezeltjes een polyphasisch gebeuren is, wordt bovendien nog stelling genomen tegen de opvatting van GASSER en NEWCOMER, volgens welke het electroneurogram van de n.phrenicus volkomen congruent zou zijn met het E.M.G. van het diaphragma. Daar bij de proeven van GASSER en NEWCOMER van de geheele zenuw en een groot aantal spiervezels werd afgeleid, is het echter te verwachten dat de fijnere verschillen door interferentie ten deele werden verdoezeld. Bovendien is het waarschijnlijk dat de frequentiekaracteristiek van de door deze onderzoekers gebezigde registratie-instrumenten (versterker + snaargalvanometer) onvoldoende was om deze verschillen te kunnen vastleggen.

In dit verband werd er ook op gewezen dat reeds WACHHOLDER heeft gevonden, dat de vorm van het geregistreerde E.M.G. van een spier afhankelijk is van de plaats vanwaar wordt afgeleid. Het onderzoek, beschreven in hoofdstuk V, wijst op de groote beteekenis welke de Ohmsche weerstandsverhoudingen van het weefsel bezitten ten aanzien van de geregistreerde vorm van elk bio-electrisch verschijnsel. Daar deze verhoudingen tevens de selectiviteit, m.a.w. de werkingssfeer van de afleidingselektroden, bepalen, moet men er aan twijfelen of de methode van WACHHOLDER, om op grond van de E.M.Grammen, welke met behulp van twee paar onselectieve naaldelektroden, door dubbele afleiding, van twee spierpartijen van dezelfde spier worden verkregen, wel voldoende betrouwbaar is voor het trekken van conclusies over het al of niet gelijk geïnnerveerd worden van de verschillende gedeelten van een spier.

SAMENVATTING.

1. Dit proefschrift beoogt een bijdrage te leveren tot de kennis van de electrische verschijnselen, welke bij de dwarsgestreepte spieren in situ zijn waar te nemen.

2. De onderzoekingen werden alle met behulp van de kathodestraaloscillograaf verricht. De voorzorgen, welke men bij den bouw van de hiervoor benodigde versterkerinstallatie in acht dient te nemen, werden uitvoerig beschreven.

3. De activiteit van de motore voorhoorn-cellen is voor het ontstaan van het E.M.G. een conditio sine qua non. De sympathische innervatie is voor het ontstaan van een E.M.G. van geen directe beteekenis. De hierop betrekking hebbende resultaten van de proeven van NOTTER moeten aan proeffouten worden toegeschreven.

4. De verklaring van ADRIAN e.a. van het z.g. „PIPER-rythme” in het E.M.G. uit de synchrone activiteit van de betrokken voorhoorn-cellen, wordt aan een critiek onderworpen. Aangetoond kon worden, dat een dergelijke neiging tot synchronisatie niet bestaat.

5. Een nader onderzoek over het optreden van het „PIPER-rythme” bij verschillend sterke innervatie weerlegt ADRIANS meening, dat er alleen bij maximale contractie een uitgesproken rythme bestaat.

6. In tegenstelling met methoden, waardoor een vervormd en veel te regelmatig beeld wordt vastgelegd, leert massalooze registratie, dat bij geen enkele contractie-intensiteit de groote A-golven van WACHOLDER, welke het „PIPER-rythme” bepalen, volkomen glad van vorm zijn.

7. Zelfs al neemt men de physiologische variatiebreedte van de frequenties in aanmerking, toch blijkt steeds, dat de frequentie van de A-golven veel grooter is dan de ontladingsfrequentie van de functioneele spierelementen, de „motor-units”. Het blijkt bovendien, dat de A-golffrequentie niet, de frequentie der motor-unit ontladingen wel van de contractieintensiteit afhankelijk is.

8. In „mengcurven”, waarin het E.M.G. van de geheele spier tegelijk met dat van een enkele motor-unit wordt geregistreerd, worden nooit twee opéénvolgende A-golven gevonden, welke uit dezelfde motor units zijn opgebouwd.

9. In tegenstelling met ADRIAN blijkt bij toenemende innervatie het aantal actieve motor-units ook in het diaphragma toe te nemen. De door ADRIAN uit zijn experimenten getrokken conclusie ten aanzien van de synchronie moet mede hierom dan ook als onjuist worden beschouwd.

10. Nòch bij de willekeurige contractie van de m.biceps van den mensch, nòch bij de myotatische reflex in het dierexperiment, konden in het E.M.G. van een gering aantal motor-units, groepjes ontladingen met de frequentie der A-golven worden aangetoond. Weliswaar treden de ontladingen van twee motor-units soms in groepjes op; bij langer durende registratie blijkt dit echter een toevallig verschijnsel te zijn.

11. Bij registratie met behulp van een doorschuifbaar concentrisch electrodensysteem blijkt het ontladingsbeeld van een motor-unit een polyphasische vorm te bezitten. Dit wordt toegeschreven aan het door ROSENBLUETH ingevoerde begrip van de „temporal dispersion”.

12. Het electroneurogram van een motorische zenuw is waarschijnlijk niet congruent met het E.M.G. van de geïnnerveerde spier; bij activiteit van één motor-unit is het electrisch proces in het nerveuze deel monophasisch, in het contractiele deel polyphasisch.

13. Bij sterke afkoeling van een spier wordt de door elke motor-unit ontwikkelde spanning geringer. De amplitudo van het bijbehorende ontladingscomplex wordt door deze ingreep eveneens geringer, de duur van de ontlading wordt echter groter. De door de geheele spier maximaal ontwikkelde spanning neemt na afkoeling af. De amplitudines van het hierbij behorende E.M.G. worden eveneens kleiner. Het onderzoek van de door FORBES en RAPPLEY geconstateerde toename van de amplitudines van het E.M.G. bij afkoeling leert, dat deze toename te verklaren is door de innervatie van een grooter aantal units bij een zelfde spanningsontwikkeling.

14. In een modelproef, waarbij met de regelmaat der motor-unit-ontladingen een aantal spanningsreeksen *niet* in phase werden opgewekt, kon worden aangetoond, dat hierbij een interferentie rythme ontstaat, dat met het „PIPER-rythme” een groote mate van overeenkomst bezit.

RÉSUMÉ.

1. Cette thèse a pour objet de fournir une contribution aux connaissances des phénomènes électriques accompagnant l'activité des muscles striés in situ.

2. Toutes les expériences furent exécutées à l'aide d'un oscillographe cathodique. Les précautions nécessaires à la construction d'un amplificateur furent décrites en détails.

3. L'activité des cellules des cornes antérieures motrices est une *conditio sine qua non* pour le développement de l'E.M.G. L'innervation sympathique n'a pas de signification prononcée pour ce développement. Les résultats des expériences de NOTTER, qui s'y rapportent, doivent être attribués à des fautes expérimentales.

4. L'explication d'ADRIAN e.a. du soi-disant „PIPER-rythme" dans l'E.M.G. par l'activité synchrone des cellules motrices en question, fut soumise à une critique. Il fut démontré qu'une pareille tendance au synchronisme n'existe pas.

5. Un examen plus détaillé sur l'apparition du „PIPER-rythme" par une innervation de différents degrés réfute l'opinion d'ADRIAN qu'il n'existe un rythme prononcé que pendant une contraction maximale.

6. A l'encontre des méthodes enregistrant une image déformée et beaucoup trop régulière, l'enregistrement à l'aide d'un oscillographe cathodique démontre qu'à aucune intensité de contraction les grandes ondes A de WACHHOLDER, déterminant le „PIPER-rythme" ont une forme parfaitement égalisée.

7. Même en tenant compte de la variation physiologique des fréquences, celle des ondes A est toujours beaucoup plus grande que la fréquence des décharges des „motor-units". La fréquence de l'onde A ne dépend pas de l'intensité de la contraction, celle des décharges du „motor-unit" en dépend bien.

8. On ne trouve jamais dans un „tracé mixte" dans lequel l'E.M.G. du muscle entier est enregistré en même temps que celui d'un seul „motor-unit" deux ondes A successives, construites des mêmes „motor-units".

9. Contrairement aux résultats d'ADRIAN une innervation plus

forte amène, aussi chez le diaphragme, une augmentation du nombre des „motor-units” actifs. Aussi la conclusion d'ADRIAN concernant le synchronisme, fondée sur ses expériences, doit être considérée comme inexacte.

10. On n'observe jamais de groupes de décharges d'un petit nombre de „motor-units” avec la fréquence des ondes A dans l'E.M.G. ni chez la contraction volontaire du muscle biceps de l'homme, ni chez le réflexe myotatique. Les décharges de deux „motor-units” se produisent quelquefois ensemble, il est vrai; en continuant l'enregistrement ce phénomène se manifeste comme un phénomène fortuit.

11. Par l'enregistrement à l'aide d'un système d'électrodes concentrique dont la centrale est mobile, l'image de décharge d'un „motor-unit” paraît avoir une forme polyphasique. Ceci doit être expliqué par la notion de la „temporal dispersion” introduite par ROSENBLUETH.

12. L'électroneurogramme d'un nerf moteur n'est probablement pas congruent à l'E.M.G. du muscle innervé. Pendant l'activité d'un seul „motor-unit” le processus électrique dans le nerf est monophasique, dans la partie contractile polyphasique.

13. Un refroidissement fort d'un muscle diminue le potentiel produit par chaque „motor-unit”. L'amplitude du complexe de décharge diminue également, mais la durée de la décharge augmente. La tension maximale produite par le muscle entier diminue après le refroidissement.

Les amplitudes de l'E.M.G. correspondantes diminuent également. L'examen de l'augmentation des amplitudes de l'E.M.G. au refroidissement constatée par FORBES et RAPPLEY montre que ceci est à expliquer par l'innervation de plusieurs unités musculaires chez un même développement de tension.

14. Dans une expérience - modèle, dans laquelle on produit par un nombre d'appareils des séries de potentiels électriques qui ne sont pas en phase, on peut imiter l'intégration des décharges des unités motrices. Dans ce cas on obtient un tracé qui correspond à peu près avec l'E.M.G. et montre le „PIPER-rythme”.

SUMMARY.

1. The purpose of this research has been to contribute to the knowledge of the electric phenomena occurring in striated muscle in situ.

2. The experiments have all been conducted with the aid of the cathode-ray oscillograph. The precautions to be observed in the construction of the amplifier have been described at length.

3. The activity of the motor-cells of the anterior horn is necessary to the production of the E.M.G., the sympathetic innervation on the contrary is of no prime importance. The different results of NOTTER are ascribed to experimental errors.

4. The explanation, which ADRIAN a.o. give of the „PIPER-rhythm” of the E.M.G. by postulating the existence of a synchronous activity of the cells of the anterior horn is criticized. It is demonstrated that a synchronisation tendency does not exist.

5. According to ADRIAN a pronounced rhythm only manifests itself during the maximal contraction of the muscles. This is disproved by a closer investigation of the appearance of the „PIPER-rhythm” during contractions of graded intensity.

6. As contrasted with the results produced by the older methods giving graphs which are deformed and smoothed owing to the mass of the registering apparatus, the registration by cathode-ray does show the A waves of WACHHOLDER, which build up the „PIPER-rhythm”, never to be smooth at any intensity of contraction.

7. The frequency of the A-waves always proves to be much higher than the corresponding frequency of the discharges from the motor-units, even if the physiological variations are taken into consideration.

8. In graphs in which the electrogramm both of the whole muscle and of one single motor-unit is registered, one never finds two successive A-waves build up from discharges of the same motor-units.

9. Contrary to the results of ADRIAN my experiments on the diaphragm do show an increase in the number of active motor-units corresponding with the increase of the strength of contraction. Therefore the conclusion reached by this author with regard to synchronisation must be held to be unproven.

10. In the electrogramm of a small number of motor-units the demonstration of groups of single discharges having the frequency of the A-waves proved to be impossible both in voluntary contraction of the M.biceps in man and in the myotatic reflex of animals. It is true that sometimes two motor-units may discharge in close succession, prolonged registration however always proves this to be a chance occurrence.

11. By the aid of concentric electrodes, the isolated inner thread of which could be moved, it could be demonstrated that the discharges of a motor-unit are polyphasic. This is ascribed to „temporal dispersion”, a notion introduced by ROSENBLUETH.

12. It is improbable that the electroneurogramm of a motor-nerve and the E.M.G. of the corresponding muscle are of identical shape as the electric process is monophasic in the nervous part of the motor-unit but polyphasic in the contractile part.

13. On prolonged and rigorous cooling of a muscle the tension developed by each motor-unit diminishes. The amplitude of the discharges falls too, the duration of each discharge however increases. In the cold the maximum tension attainable in voluntary contraction appears to be decreased as is also the amplitude of the waves of the corresponding E.M.G. The different results of FORBES and RAPPEYE who found the amplitude to increase in cooling are explained by the increase in number of the active motor-units necessary to sustain an equal tension-level.

14. A model was constructed in which in each of a number of circuits discharges were produced with approximately the regularity of motor-unit discharges. Although the discharges of the various series were out of phase, by interference a rhythm resulted which showed strong resemblance to the „PIPER-rhythm”.

ZUSAMMENFASSUNG.

1. Diese Dissertation will einen Beitrag zur Kenntnis der elektrischen Erscheinungen liefern, die bei den quergestreiften Muskeln in situ wahrzunehmen sind.

2. Alle Untersuchungen wurden mit Hilfe des Kathodenstrahl-oszillographen ausgeführt. Die Vorkehrungen, welche beim Bau der hierfür nötigen Verstärkereinrichtung getroffen werden müssen, werden ausführlich beschrieben.

3. Die Aktivität der motorischen Vorderhornzellen ist für das Entstehen des E.M.G. eine *conditio sine qua non*. Die sympathische Innervation hat für das Entstehen eines E.M.G. keine direkte Bedeutung. Die hierauf sich beziehenden Ergebnisse der Versuche von NOTTER müssen Versuchsfehlern zugeschrieben werden.

4. Die Erklärung des sog. „PIPER-rythmus“ im E.M.G. durch ADRIAN u.a. aus der synchronen Aktivität der betreffenden Vorderhornzellen wird einer Kritik unterworfen. Es konnte gezeigt werden, dass eine derartige Synchronisationstendenz nicht besteht.

5. Nähere Untersuchung des Auftretens des „PIPER-rythmus“ bei verschiedenen starker Innervation widerlegt ADRIANS Meinung, dass allein bei maximaler Kontraktion ein ausgesprochener Rythmus besteht.

6. Im Gegensatz zu Methoden, die ein verzerrtes und viel zu regelmässiges Bild ergeben, lehrt massenlose Registrierung, dass bei keiner einzigen Kontraktionsintensität die grossen A-wellen von WACHHOLDER, welche den „PIPER-rythmus“ bestimmen, vollkommen glatte Form haben.

7. Auch wenn man die physiologische Variationsbreite der Frequenzen berücksichtigt, zeigt sich doch stets, dass die Frequenz der A-wellen viel grösser ist als die Entladungsfrequenz der funktionellen Muskelemente, der „motor-units“. Ausserdem zeigt sich, dass nicht die A-wellenfrequenz, wohl aber die Frequenz der motor-unit-entladungen von der Kontraktion abhängt.

8. In Mischkurven, in welchen das E.M.G. des ganzen Muskels zugleich mit dem eines einzelnen motor-units registriert wird, lassen sich niemals zwei aufeinander folgende A-wellen finden, die aus denselben motor-units aufgebaut sind.

9. Im Gegensatz zu ADRIANS Ansicht scheint bei zunehmender Innervation die Anzahl aktiver motor-units auch beim Diaphragma zuzunehmen. Die von ADRIAN aus seinen Experimenten gezogene Schlussfolgerung hinsichtlich der Synchronie muss dann auch als unrichtig angesehen werden.

10. Weder bei der willkürlichen Kontraktion des M.biceps beim Menschen noch beim myotatischen Reflex liessen sich im E.M.G. von einer kleinen Anzahl motor-units Entladungsgruppen mit der Frequenz der A-Wellen nachweisen. Allerdings treten die Entladungen von zwei motor-units in Gruppen auf; bei länger dauernder Registrierung ergibt sich jedoch, dass es sich um eine Zufallserscheinung handelt.

11. Bei Registrierung mit Hilfe eines durchschiebbaren konzentrischen Elektrodensystems scheint das Entladungsbild eines motor-units eine polyphasische Form zu besitzen. Dies wird dem durch ROSENBLUETH eingeführten Begriff des „temporal dispersion“ zugeschrieben.

12. Das Elektroneurogramm eines motorischen Nerven ist wahrscheinlich nicht dem E.M.G. des innervierten Muskels kongruent: bei Aktivität nur eines motor-units ist der elektrische Prozess im nervösen Teil monophasisch, im kontraktilen Teil polyphasisch.

13. Bei starker Abkühlung eines Muskels wird die durch jedes motor-unit entwickelte Spannung geringer. Die Amplitude des zugehörigen Entladungskomplexes wird durch diesen Eingriff ebenfalls kleiner, die Entladungsdauer jedoch grösser. Die durch den ganzen Muskel maximal zu entwickelnde Spannung nimmt nach Abkühlung ab. Die Amplituden des zugehörigen E.M.G. werden ebenfalls kleiner. Die Untersuchung der von FORBES und RAPPLEY konstatierten Zunahme der Amplituden des E.M.G. bei Abkühlung lehrt, dass dies durch die Innervation von mehr units bei derselben Spannungsentwicklung zu erklären ist.

14. In einem Modellversuch, in welchem mit der Regelmässigkeit der motor-unitsentladungen eine Anzahl Spannungsreihen *nicht* in Phase hervorgerufen wurden, konnte gezeigt werden, dass hierbei ein Interferenzrhythmus entsteht, der mit dem „PIPER-rhythmus“ in grossem Masse übereinstimmt.

LITERATUURLIJST.

1. ADRIAN, E. D.: The impulses produced by sensory nerve endings. I
Journ. of Phys. 61.: 49. 1926.
2. ADRIAN, E. D. and ZOTTERMAN, Y.: The impulses produced by sensory nerve endings. II. The response of a single End organ.
Journ. of Phys. 61.: 151. 1926.
3. — The impulses produced by sensory nerve endings. III. Impulses set up by Touch and Pressure.
Journ. of Phys. 61.: 465. 1926.
4. ADRIAN, E. D.: The impulses produced by sensory nerve endings. IV. Impulses from Pain Receptors.
Journ. of Phys. 62.: 33. 1926.
5. ADRIAN, E. D. and BRNOK, D. W.: The discharge of impulses in motor nerve fibres. I. Impulses in single fibres of the phrenic nerve.
Journ. of Phys. 66.: 81. 1928.
6. — The discharge of impulses in motor nerve fibres. II. The Frequency of discharge in reflex and voluntary contraction .
Journ. of Phys. 67.: 119. 1929.
7. ADRIAN, E. D. and BUYTENDIJK, F. J. J.: Potential changes in the isolated brainstem of the goldfish.
Journ. of Phys. 71.: 121. 1931.
8. ADRIAN, E. D., CATTEL, Mck. and HOAGLAND, H.: Sensory discharge in single cutaneous nerve fibres.
Journ. of Phys. 72.: 377. 1931.
9. ADRIAN, E. D.: The mechanism of nervous action.
London: Humphrey Milford. 1932.
10. ADRIAN, E. D. and GELFON, S.: Rhythmic activity in skeletal muscle fibres.
Journ. of Phys. 78.: 271. 1933.
11. ARGUIMBAU, L. B.: Beat-frequency oscillators.
The General Radio Experimenter. Vol. X. no. 2.
12. ASHER, L. und BARRON, D. H.: Untersuchungen über die Aktionsströme autonomer Nerven unter physiologischen Bedingungen.
Z. f. Biol. 96.: 127. 1935.
13. ASHER, L. und SCHEINFINKEL, M.: Anlösung integrierender sympathischer Muskelimpulse durch Labyrinthreizung.
Z. f. Biol. 97.: 602. 1936.
14. BASZ, E. und TRENDLENBURG, : Zur Frage des Rhythmus der Willkür-innervation des menschlichen Muskels.
Z. f. Biol. 74.: 121. 1921.
15. BASZ, E.: Ueber Kraft und Aktionsströme des abgekühlten menschlichen Muskels.
Z. f. Biol. 85.: 23. 1926.

16. BENNEBROEK EVERTSZ, H. C.: Vervormingspercentage van versterkers.
Radio Expres. 15.: 258. 1937.
17. BERNSTEIN, J.: Zur Geschwindigkeit der Contractionsprocesse.
Pfl. Arch. 68.: 95. 1897.
18. BOUMAN, H. D. and VAN RIJNBERK, G.: On muscle sound produced during
voluntary contraction in man. An expedimental study.
Arch. Néerl. de Phys. de l'homme et des animaux. 23.: 34. 1938.
19. BRONK, D. W. and FERGUSON, L. K.: Nervous Control of intercostal respiration.
Amer. Journ. of Phys. 110.: 700. 1935.
20. BUCHANAN, FL.: The electrical response of muscle to voluntary, reflex and
artificial stimulation.
Quart. Journ. of Exper. Physiol. 1.: 211. 1908.
21. BURDON-SANDERSON, J. and BUCHANAN, F.: The Jena researches on the
spasm of strychnine.
Journ. of Phys. 28.: 29P. 1902.
22. BUYTENDIJK, F. J. J.: Über die elektrischen Erscheinungen bei der reflektorischen
Innervation der Skelettmuskulatur des Säugetieres.
Z. f. Biol. 59.: 36. 1913.
23. CHAPMAN, F. W.: An improved method for recording photographically
cathode ray oscillograms.
Journ. of Phys. 84. Proc. XXV. 1935.
24. COOPER, S. and ADRIAN, E. D.: The frequency of discharge from the spinal
cord in the frog.
Journ. of Phys. 58.: 209. 1923.
25. DITTLER, R.: Über die Innervation des Zwerchfelles als Beispiel einer tonischen
Innervation.
Pfl. Arch. 130.: 400. 1909.
26. — Über die Aktionsströme des Nervus Phrenicus bei natürlicher Innervation.
Pfl. Arch. 131.: 581. 1910.
27. DITTLER, R. und GARTEN, S.: Die zeitliche Folge der Aktionsströme in
Phrenicus und Zwerchfell bei der natürlicher Innervation.
Z. f. Biol. 58.: 420. 1912.
28. DITTLER, R. und GÜNTHER, H.: Über die Aktionsströme menschlicher Muskeln
bei natürlicher Innervation.
Pfl. Arch. 155.: 251. 1914.
29. DIJKSTRA, B.: Acad. Proefschrift, Groningen.: 56. 1938.
30. DUSSER DE BARENNE, J. G.: Über die Aktionsströme der quergestrafte
Muskulatur bei der Enthirnungsstarre der Katze und der Willkürkontraktion
des Menschen.
Skand. Arch. f. Phys. 43.: 107. 1923.
31. DUSSER DE BARENNE, J. G. and BRÉVÉE, J. F. G.: The interpretation of the
electromyogram of striated muscle during contractions set up by central
nervous excitation.
Journ. of Phys. 61.: 81. 1926.
32. EGGELI, A.: Untersuchungen über natürliche Aktionsströme des Säugetieres
mit Hilfe von Oszillographen und Kathodenstrahloszillographen.
Z. f. Biol. 96.: 115. 1935.

33. EINTHOVEN, W.: Die galvanometrische Registrierung des menschlichen Elektrokardiogramms, zugleich eine Beurteilung der Anwendung des Capillar-Elektrometers in der Physiologie.
Pfl. Arch. 99.: 472. 1903.
34. FOERSTER, O.: Schlaffen und Spastischen Lähmung.
Handb. der Norm. und Path. Phys. 10.: 893. 1927.
35. FORBES, A. and RAPPLEYE, W. C.: The Effect of temperature changes on rhythm in the human electromyogram.
Amer. Journ. of Phys. 42.: 228. 1917.
36. FORBES, A.: The interpretation of spinal reflexes in terms of present knowledge of nerve conduction.
Physiol. Rev. 2 : 361. 1922.
37. FORBES, A. and OLMSTED, J. M. D.: Frequency of motor nerve impulses in the crossed extension reflex as shown by the alcohol block method.
Amer. Journ. of Phys. 73.: 17. 1925.
38. FORBES, A. and BARBEAU.: The question of localizing action currents in muscle by needle electrodes.
Amer. Journ. of Phys. 80.: 705. 1927.
39. FUJITA, U.: Elektromyographisches Studium des Zwerchfelltonus.
Pfl. Arch. 203.: 472. 1924.
40. FULTON, J. F.: Muscular contraction and reflex control of movement.
Baltimore. Md. 1926.
41. GARCEAU, E. L., and FORBES, A.: A Direct-Coupled Amplifier for Action Currents.
The Review of Scientific Instruments. 5.: 10. 1934.
42. GARCEAU, E. L. and DAVIS, H.: An amplifier, recording system, and stimulating devices for the study of cerebral action currents.
Amer. Journ. of Phys. 107.: 305. 1934.
43. — An Ink-Writing Electro-Encephalograph.
Arch. of Neur. and Psych. 34. 1292. 1935.
44. GASSER, H. S. and NEWCOMER, H. S.: Physiological action currents in the phrenic nerve an application of the thermionic vacuum tube to nerve physiology.
Amer. Journ. of Phys. 57.: 1. 1921.
45. GARTEN, S.: Beiträge zur Kenntnis des Erregungsvorganges im Nerven und Muskel des Warmblüters.
Z. f. Biol. 52. : 534. 1909.
46. HALLER, T.: Untersuchungen über den Einfluss des Sympathikus auf die Muskeltätigkeit unter natürlichen Bedingungen mit Hilfe von Aktionsströmen.
Z. f. Biol. 92.: 555. 1932.
- 47A. HENRIQUES, V. und LINDHARD, J.: Der Aktionsstrom der quergestreiften Muskeln.
Pfl. Arch. 183.: 1. 1920.
- 47B. HENRIQUES, V. und LINDHARD, J.: Untersuchungen über den Rhythmus der Muskelkontraktion. Pfl. Arch. 200.: 11. 1923.
48. HERMANN, L.: Neue Messungen über die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Muskel.
Pfl. Arch. 10.: 48. 1875.

49. HOAGLAND, H.: Pacemakers in relation to aspects of behavior.
Alg. Biol. 43. 1935.
50. HOLZER, W.: Beiträge zur Methodik der Aktionsstromforschung mit Braunschen Röhren.
Pfl. Arch. 238.: 1. 1937.
51. — Kathodenstrahloszillographie in Biologie und Medizin.
Wien.: Maudrich. 1936.
52. HOFFMANN, P.: Die Leistungen des Nervensystems bei der Motorik.
Klin. Wochenschr. 18.: 73. 1939.
53. LIEBER, H.: Die Wirkung der Temperatur der Muskeln auf die Beantwortung vom Zentrum kommender Erregungen.
Z. f. Biol. 85.: 159. 1927.
54. LINDSLEY, D. B.: Electrical activity of human motor units during voluntary contraction.
Amer. Journ. of Phys. 114.: 90. 1935.
55. MARTINI, P. und MÜLLER, P.: Ueber die Veränderung der Aktionsströme der willkürlichen Muskulatur durch Abkühlung bzw. Erwärmung.
Z. f. Biol. 86.: 165. 1927.
56. MATTHEWS, B. H. C.: A new electrical recording system for physiological work.
Journ. of Phys. 65.: 225. 1928.
57. — The response of a single end organ.
Journ. of Phys. 71.: 64. 1931.
58. — The response of a muscle spindle during active contraction of a muscle.
Journ. of Phys. 72.: 153. 1931.
59. — Nerve Endings in mammalian muscle.
Journ. of Phys. 78.: 1. 1933.
60. — Human electrocardiograms recorded with the cathode ray oscillograph.
Journ. of Phys. 78.: 21 P. 1933.
61. NOTTER, H.: Die Aktionsströme sympathischer Impulse in den Muskeln während natürlicher reflectorischer Tätigkeit.
Z. f. Biol. 97.: 343. 1936.
62. PIPER, H.: Über den willkürlichen Muskel tetanus.
Pfl. Arch. 119.: 301. 1907.
63. — Weitere Mittheilungen über die Geschwindigkeit der Erregungsleitung im markhaltigen menschlicher Nerven.
Pfl. Arch. 127.: 474. 1909.
64. — Verlauf und Theorie des Elektromyogrammes der Unterarmflexoren.
Pfl. Arch. 129.: 145. 1909.
65. — Über die Rhythmik der Innervationsimpulse bei willkürlicher Muskelcontraktion und über verschiedene Arten der künstliche Tetanisierung menschlicher Muskeln.
Z. f. Biol. 53.: 140. 1911.
66. — Elektrophysiologie menschlicher Muskeln.
Berlin.: Springer. 1912.
67. PLATTNER, F.: Über die Frequenz der Muskelaktionsströme bei der Grosshirnreizung.
Pfl. Arch. 220.: 583. 1928.

68. PREISENDORFER, F.: Versuche über die Anpassung der willkürlichen Innervation an die Bewegung.
Z. f. Biol. 70.: 505. 1919.
69. RICHTER, C. P.: New methods of obtaining electromyogram and electrocardiogram from the intact body.
Journ. Amer. Med. Assoc. 87.: 1300. 1926.
70. — On the interpretation of the electromyogram from voluntary and reflex contractions.
Quart. Journ. of Exp. Physiol. 18.: 55. 1928.
71. ROSENBLUETH, A. and MORISON, R. S.: The electric responses of the facial Muskles.
Amer. Journ. of Phys. 120.: 384. 1937.
72. RYLANDT, P.: L'oscillogramme cathodique du coeur de l'homme.
C. R. Soc. Biol. 9.: 42. 1931.
73. SCOTT, H. H. and KARPLUS, E.: New developments in electron oscillography.
The General Radio Experimenter Vol. IX, no. 1. 1934.
74. SMITH, O. C.: Action potentials from single motor units in voluntary contraction.
Amer. Journ. of Phys. 108.: 629. 1934.
75. VERZAR, F. und KÓVACS, G.: Aktionsströme bei scheinbar tonischen Muskelkontraktionen beim Menschen.
Pfl. Arch. 207.: 204. 1925.
76. VOSER, H.: Untersuchungen über den Einfluss des Sympathicus auf die Muskeltätigkeit unter natürlichen Bedingungen,
Z. f. Biol. 91.: 86. 1931.
77. VOSZ, O.: Ueber die Temperaturabhängigkeit der Aktionstromfrequenz im menschlichen Muskel.
Z. f. Biol. 86.: 479. 1917.
78. WACHHOLDER, K.: Untersuchungen über die Innervation und Koordination der Bewegung mit Hilfe der Aktionsströme.
Pfl. Arch. 199.: 595. 1923.
79. — Über den Kontraktionszustand der Muskeln der Vorderextremitäten des Frosches während der Umklammerung.
80. — Willkürliche Haltung und Bewegung.
München.: J. F. Bergmann. 1928.
81. WEDENSKY, N.: Recherches telephoniques sur les phénomènes électriques dans les appareils musculaires et nerveux.
St. Petersburg.: 1884.

STELLINGEN.

I.

Bij een tetanische contractie zijn de motore voorhoornzellen steeds asynchroon actief.

II.

De „Lungenentlastungsreflex” van SCHWIEGK verdient een nader onderzoek.

III.

De experimenteel vastgestelde onmisbaarheid van histidine en vele andere aminozuren beteekent niet, dat hunne bio-synthese niet plaats vindt.

IV.

Het is onjuist de dyphteriebacil te determineeren uitsluitend op grond van zijn cel-morphologische eigenschappen.

V.

Bij roodvonk geve men vroegtijdig reconvalescentensерum in combinatie met sulfanilamide praeparaten.

VI.

Bij longembolie verdient het aanbeveling papaverine in te spuiten.

VII.

Na nierextirpatie wegens tuberculose worde steeds een doelbewuste, hygienisch-dietetische nabehandeling ingesteld.

VIII.

De sectio caesarea cervicalis is om verschillende redenen te verkiezen boven de sectio caesarea corporalis.

IX.

Bij het Röntgenonderzoek van groote bevolkingsgroepen verdient de seriephotographie van het doorlichtingsbeeld de voorkeur boven de seriedoorlichting.

X.

De z.g.n. „specifiek electrische” werkingen der ultra korte radiogolven moeten in hoofdzaak worden toegeschreven aan een electrische warmteontwikkeling.

VAN GORCUM & COMP. N.V. - ASSEN